



**You have downloaded a document from
RE-BUŚ
repository of the University of Silesia in Katowice**

Title: Relacje między zespołami szczątków karpologicznych a współczesną roślinnością małych, płytkich zbiorników wodnych : reprezentacja współczesnej roślinności i rozmieszczenie makroszczątków w osadach wybranych zbiorników Wyżyny Śląskiej

Author: Artur Szymczyk

Citation style: Szymczyk Artur. (2015). Relacje między zespołami szczątków karpologicznych a współczesną roślinnością małych, płytkich zbiorników wodnych : reprezentacja współczesnej roślinności i rozmieszczenie makroszczątków w osadach wybranych zbiorników Wyżyny Śląskiej. Katowice : Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego.



Uznanie autorstwa - Użycie niekomercyjne - Bez utworów zależnych Polska - Licencja ta zezwala na rozpowszechnianie, przedstawianie i wykonywanie utworu jedynie w celach niekomercyjnych oraz pod warunkiem zachowania go w oryginalnej postaci (nie tworzenia utworów zależnych).



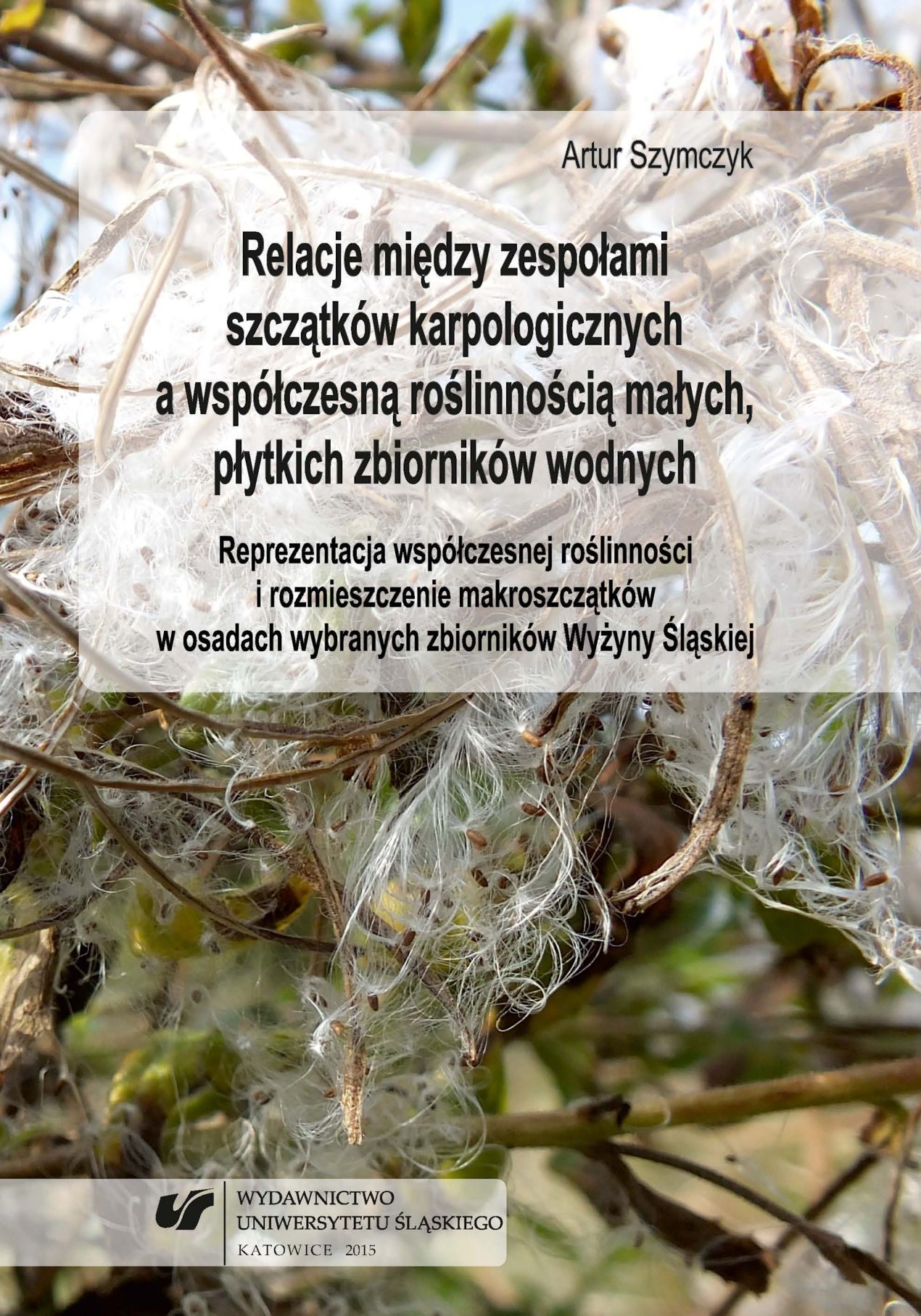
UNIwersYTET ŚLĄSKI
W KATOWICACH



Biblioteka
Uniwersytetu Śląskiego



Ministerstwo Nauki
i Szkolnictwa Wyższego



Artur Szymczyk

**Relacje między zespołami
szczątków karpologicznych
a współczesną roślinnością małych,
płytkich zbiorników wodnych**

**Reprezentacja współczesnej roślinności
i rozmieszczenie makroszczątków
w osadach wybranych zbiorników Wyżyny Śląskiej**



WYDAWNICTWO
UNIwersytetu ŚLĄSKIEGO
KATOWICE 2015

**Relacje między zespołami
szczątków karpologicznych
a współczesną roślinnością małych,
płytkich zbiorników wodnych**

**Reprezentacja współczesnej roślinności
i rozmieszczenie makroszczątków
w osadach wybranych zbiorników Wyżyny Śląskiej**



NR 3282

Artur Szymczyk

**Relacje między zespołami
szczątków karpologicznych
a współczesną roślinnością małych,
płytkich zbiorników wodnych**

**Reprezentacja współczesnej roślinności
i rozmieszczenie makroszczątków
w osadach wybranych zbiorników Wyżyny Śląskiej**

Redaktor serii: Nauki o Ziemi
Mariusz Rzętała

Recenzent
Krystyna Milecka

Spis treści

1. Wprowadzenie	7
1.1. Zarys problemu badawczego	7
1.2. Zakres i cel badań	8
2. Obszar badań	11
2.1. Dobór zbiorników do badań	11
2.2. Charakterystyka badanych zbiorników	12
2.2.1. Zespół zbiorników w nieckach osiadania (Z I, Z II, Z III)	12
2.2.2. Zbiornik Glinianka Piekary	17
3. Metodyka badań	19
3.1. Badania flory i roślinności w latach 2007—2009	19
3.2. Pobór próbek osadów i analiza makroszczątków	20
3.3. Analiza relacji między współczesną roślinnością a zespołami makroszczątków	21
4. Wyniki badań	23
4.1. Flora i roślinność w latach 2007—2009	23
4.2. Zespoły szczątków karpologicznych	32
5. Uwarunkowania rozmieszczenia szczątków karpologicznych w osadach jeziornych w świetle dotychczasowych badań	45
6. Relacje między rozmieszczeniem szczątków karpologicznych w osadach a współczesną roślinnością	53
6.1. Ogólne tendencje w rozmieszczeniu szczątków karpologicznych	53
6.2. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów	55
6.3. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych ramienic oraz roślin zanurzonych i o liściach pływających	68
6.4. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych drzew i krzewów	75
6.5. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin siedlisk terestrycznych	79
7. Uwarunkowania reprezentacji współczesnej roślinności w zespołach szczątków karpologicznych w świetle dotychczasowych badań.	85
8. Reprezentacja współczesnej roślinności w zespołach szczątków karpologicznych	89
8.1. Reprezentacja grup ekologicznych roślin	89

8.2. Reprezentacja roślin szuwarowych i związanych ze zbiorowiskami szuwarów	95
8.3. Reprezentacja ramienic oraz roślin zanurzonych i o liściach pływających	106
8.4. Reprezentacja drzew i krzewów	112
8.5. Reprezentacja roślin siedlisk terestrycznych	114
9. Podsumowanie i wnioski	119
Literatura	125
Schematy rozmieszczenia roślinności macierzystej i szczątków karpologicznych	137
Summary	165
Zusammenfassung	171

1. Wprowadzenie

1.1. Zarys problemu badawczego

Roślinność zasiedlająca zbiornik wodny i jego bezpośrednie otoczenie ma decydujący wpływ na funkcjonowanie całego hydrogenicznego ekosystemu. Rośliny stanowią siedlisko, są głównym źródłem materii organicznej, kotwiczą osady i wpływają na skład chemiczny wody (BARKO i JAMES, 1998; SCHEFFER, 1998; ROONEY i KALFF, 2000; WETZEL, 2001). Jednocześnie takie parametry, jak rozmieszczenie i skład gatunkowy funkcjonujących w jeziorach fitocenoz, dobrze odzwierciedlają warunki siedliskowe panujące w zbiorniku i jego bezpośrednim otoczeniu. Dzięki tej zależności makroszczątki roślinne, w tym głównie dobrze zachowujące się w osadach jeziornych szczątki karpologiczne, które jak pokazują niektóre badania (np. BURROWS, 1980; COLLINSON, 1983; THOMASSON, 1991; SIMS i CASSARA, 2009) nieraz lepiej niż szczątki wegetatywne odzwierciedlają lokalną vegetację, powszechnie wykorzystuje się do odtwarzania przemian zachodzących w fitocenozach (SAYER i in., 1999; 2010a, b; BIRKS, 2000; ODGAARD i RASMUSSEN, 2001; LAMENTOWICZ i MILECKA, 2004; MILECKA, 2005; HRYNOWIECKA i SZYMCHYK, 2011) i w środowisku. Ich analizy służą między innymi do rekonstrukcji zmian temperatury (KOLSTRUP, 1979; ISARIN i BOHNCKE, 1999), trofii (JACKSON i CHARLES, 1987; SCHEFFER i in., 1993) czy poziomu jezior w przeszłości (DIGERFELDT, 1986; HANNON i GAILLARD, 1997; YANSA i BASINGER, 1999; SCHUBERT, 2003; DIEFFENBACHER-KRALL i NURSE, 2005; KOFF i in., 2005; VÄLIRANTA, 2006). Duży potencjał interpretacyjny makroszczątków roślinnych (BIRKS, 1980; 2003; MANNION, 1986; WASYLIKOWA, 1986; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007; KOWALEWSKI, 2007), wykorzystywanych także do analizy wpływu człowieka na środowisko (RASMUSSEN i ANDERSON, 2005), powoduje, że ich badania stanowią cenne dla rekonstrukcji paleobotanicznych źródło danych uzupełniające analizy palinologiczne (BIRKS i BIRKS, 2000; TOBOLSKI, 2000; BIRKS, 2003; 2007; ŻUREK, 2010). W odróżnieniu od pyłków, makroszczątki mogą być częściej identyfikowane na poziomie gatunku (BIRKS, 1980; BIRKS, 2007) i w jezioro-

racz zwykle odzwierciedlają lokalną vegetację (BIRKS, 1980; TOBOLSKI, 2000). W wielu wypadkach pozwala to na uzyskanie pełniejszego spektrum gatunkowego lokalnej flory niż w przypadku zastosowania samej analizy palinologicznej. W konsekwencji korzystanie w rekonstrukcji paleośrodowiska z większej liczby gatunków potencjalnie umożliwia analizę większej liczby parametrów środowiska i dodatkowo pozwala na precyzyjniejsze ich rozpoznawanie.

Wykorzystujące makroszczałki roślinne metody rekonstrukcji składu gatunkowego, metody rozmieszczenia przestrzennego funkcjonujących w przeszłości fitocenoz, a także próby wskazania gatunków dominujących opierają się na wiedzy o złożonych relacjach między zgrupowaniami makrofosyliów a współczesną roślinnością (BIRKS, 2001; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007), które decydują o rozmieszczeniu w osadach i liczebności szczątków poszczególnych gatunków. Pogłębianie tej wiedzy pozwala precyzować i poszerzać interpretację zapisów uzyskanych podczas analiz makroszczałkowych (ZHAO i in., 2006; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007) i jest możliwe dzięki badaniom próbek powierzchniowych osadów (DIEFFENBACHER-KRALL, 2007). Dotychczasowe badania z zakresu tafonomii makroszczałków roślinnych, koncentrujące się na wyjaśnieniu reprezentacji i rozmieszczenia w osadach szczątków taksonów lądowych (DUNWIDDIE, 1987; WAINMAN i MATHEWES, 1990) i wodnych (BIRKS, 1973; DAVIS, 1985; DIEFFENBACHER-KRALL, HALTEMAN, 2000; ZHAO i in., 2006; KOFF i VANDEL, 2008; SZYMCHYK, 2010; 2012), sugerują, że zgrupowania makroszczałków generalnie stanowią dobre odzwierciedlenie struktury współczesnej roślinności. W niektórych wypadkach umożliwiają określenie gatunków dominujących, chociaż zwykle nie dają pełnego obrazu zróżnicowania gatunkowego dawnych fitocenoz (DIEFFENBACHER-KRALL, 2007). Informacje uzyskane dzięki badaniom powierzchniowych próbek osadów pozwalają także na odpowiednie do podjętego zagadnienia planowanie badań paleolimnologicznych. Umożliwiają również między innymi dobór odpowiedniego jeziora, najlepszego miejsca poboru prób i oszacowania ich koniecznej do badań liczby (DIEFFENBACHER-KRALL, 2007).

1.2. Zakres i cel badań

Do najistotniejszych problemów badań relacji między zgrupowaniami makrofosyliów a współczesną roślinnością należy duża zmienność przestrzenna w rozmieszczeniu makroszczałków, w tym szczątków karpologicznych roślin w osadach (BIRKS, 1973; DAVIS, 1985; HILL i GIBSON, 1986; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007). Sprawia ona, że ich zespoły w obrębie misy mogą zasadniczo różnić się zarówno pod względem liczebności, jak i składu gatunkowego (TOBOLSKI, 2000; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; PRESTHUS-HEGGEN i in., 2012). Jedną z najważniejszych przyczyn tej zmienności jest segregacja diaspor, zachodząca podczas przemieszczania nasion i owoców do miejsca ich

depozycji (GRIME i in., 1989). Wynika ona przede wszystkim ze zróżnicowanej budowy diaspor oraz związanych z nią różnorodnych, preferowanych przez nie form transportu. Dlatego też, oprócz procesów wpływających na zachowanie nasion i owoców w osadach, bardzo istotne z punktu widzenia badań szczątków karpologicznych, właściwej interpretacji analiz i doboru miejsca poboru próby osadów jest pogłębianie wiedzy o roli strategii rozsiewania diaspor oraz o wpływie różnych cech ekosystemów jeziornych, które ostatecznie decydują o miejscu ich depozycji i liczebności. Zaliczyć można do nich między innymi: wielkość misy, głębokość, zróżnicowanie linii brzegowej, nachylenie stoków czy też stopień rozwoju i rozmieszczenie roślinności oraz obecność zwierząt. Cechy te różnią się w poszczególnych zbiornikach, ale także ewoluują wraz z całym ekosystemem jeziornym i niejednokrotnie stają się w ogólnym zarysie wspólne i charakterystyczne dla poszczególnych etapów rozwoju jezior.

Większość prac podejmujących zagadnienia relacji między zespołami makroszczałków a współczesną roślinnością wykonywana była w stosunkowo niewielkich, dość płytkich jeziorach (BIRKS i in., 1973; ZHAO i in., 2006) lub w jeziorach większych i głębszych (WARNER i BARNETT, 1986; DIEFFENBACHER-KRALL i NURSE, 2005; KOFF i VANDEL, 2008; PRESTHUS-HEGGEN i in., 2012). R. HALL i in. (2004) analizowali także zespoły makroszczałków we współczesnych osadach płytkich zalewisk w deltach rzek. W porównaniu z poprzednimi badaniami, przedstawione wyniki dotyczą relacji zachodzących w znacznie płytszych zbiornikach, których głębokość poza niewielkimi zagłębieniami nie przekracza 1,5 m, charakteryzujących się dobrze rozwiniętą roślinnością szuwarową i wodną. Badania w takich zbiornikach zostały zapoczątkowane przez autora w niewielkim obiekcie w Sławkowie (SZYMczyk, 2010). Cechy badanych zbiorników, takie jak: silne wypłylenie, złagodzona rzeźba dna i silny rozwój roślinności, są charakterystyczne dla terminalnych stadiów rozwoju jezior, a w niektórych przypadkach również dla początkowych etapów ich funkcjonowania. Dlatego też obserwowane w nich zależności między roślinnością a zespołami szczątków karpologicznych mogą być reprezentatywne przede wszystkim dla dawnych zbiorników będących w ostatniej fazie rozwoju, ale także dla niektórych jezior w początkowym etapie funkcjonowania. Badania, których rezultaty zaprezentowano w niniejszej pracy, przeprowadzono w czterech zbiornikach: trzech niewielkich, bardzo płytkich, położonych w nieckach osiadania, i dla porównania w jednym większym, głębszym powstałym w wyrobisku po eksploatacji gliny. Niniejsze badania, w przeciwieństwie do dotychczasowych, koncentrujących się na reprezentacji wybranych grup roślin, objęły analizę całej flory występującej współcześnie w zbiornikach i w odległości do 100 m od nich. Zwrócono również uwagę na udział w zespołach szczątków karpologicznych gatunków związanych z uprawami i siedliskami ruderalnymi, z reguły pomijanych w dotychczasowych pracach, których obecność może nieść istotne informacje o działalności człowieka w sąsiedztwie dawnych zbiorników, i próbowano go wyjaśnić.

Mając świadomość występowania wielu czynników wpływających na reprezentację i rozmieszczenie szczątków karpologicznych w osadach, realizując

niniejsze badania, za główny cel postawiono sobie ustalenie, w jakim stopniu zespoły makroszczątków karpologicznych zachowane w stropowej warstwie osadów odzwierciedlają współczesną vegetację, oraz jakie czynniki mają decydujący wpływ na formowanie się tafocenoz. Sformułowano także następujące cele pomocnicze: (1) Sprawdzenie, czy antropogeniczne zbiorniki wodne mogą stanowić modelowe obiekty do badań procesów formowania się tafocenoz makroszczątków roślinnych. (2) Dokonanie oceny, w jakim stopniu skład gatunkowy zespołów szczątków karpologicznych odzwierciedla skład gatunkowy współczesnej roślinności. (3) Dokonanie oceny, czy liczebność odnajdowanych w próbach osadów diaspor poszczególnych gatunków odzwierciedla proporcje w ich liczebności/pokryciu we współczesnych fitocenozach, lub przynajmniej czy liczebność diaspor odzwierciedla dominację określonych gatunków w poszczególnych grupach. (4) Rozpoznanie kluczowych czynników decydujących o rozmieszczeniu i liczebności szczątków karpologicznych w małych i płytkich zbiornikach wodnych. (5) Rozpoznanie nowych i weryfikacja już sygnalizowanych w literaturze, a pomocnych w interpretacji paleolimnologicznej zależności między współczesnymi fitocenozami a rozmieszczeniem i liczebnością szczątków karpologicznych.

Chcę wyrazić podziękowania wszystkim, którzy przyczynili się do powstania niniejszej publikacji, inspirując mnie, dzieląc się swoją wiedzą, wspierając na etapie organizacji i wykonania badań oraz przygotowywania pracy do druku. Byli to między innymi (w kolejności alfabetycznej): prof. dr hab. Andrzej Czyłok, dr hab. Małgorzata Nita, mgr Włodzimierz Pawełczyk, prof. dr hab. Oimahmad Rahmonov, dr Renata Stachowicz-Rybka, prof. dr hab. Kazimierz Tobolski, prof. dr hab. Ewa Zastawniak-Birkenmajer i prof. dr hab. Sławomir Żurek.

Szczególne podziękowania winien jestem Pani prof. dr hab. Krystynie Mileckiej za podjęcie trudu recenzji, a przede wszystkim za cenne uwagi, dzięki którym monografia przybrała ostateczny kształt.

Podziękować chciałem również Żonie i Rodzinie za pomoc, wyrozumiałość i wsparcie okazane mi na wszystkich etapach realizacji badań.

2. Obszar badań

2.1. Dobór zbiorników do badań

Aby zrealizować zamierzone cele, zbiorniki wybrane do badań musiały spełniać podstawowe kryteria. I tak poszukiwano kilku niewielkich, bezodpływowych, płytkich zbiorników wodnych z bardzo dobrze rozwiniętą roślinnością zanurzoną i szuwarową oraz zbiornika większego i głębszego, w którym przeprowadzone w podobnym zakresie badania mogłyby dostarczyć wyników służących między innymi do porównań reprezentacji współczesnej roślinności w zespołach makroszczątków. Analizowane zbiorniki przynajmniej w okresie badań powinny charakteryzować się możliwie stałym poziomem wody. Aby umożliwić porównanie wpływu zróżnicowanych czynników na rozmieszczenie i liczebność diaspor, wszystkie płytkie zbiorniki musiały mieć podobne cechy: musiały znajdować się na podobnym etapie sukcesji, charakteryzować się podobnym stopniem rozwinięcia roślinności i podobnymi cechami misy, jak: głębokość, nachylenie stoków czy ukształtowanie dna. Aby realna była analiza zachowania szczątków możliwie dużej liczby gatunków, zbiorniki musiało cechować jak największe zróżnicowanie gatunkowe. Istotne było także to, by liczba gatunków poszczególnych grup ekologicznych była podobna, a możliwie duża część gatunków wspólna dla wszystkich zbiorników, co pozwoliłoby na porównania. Aby wykluczyć lub przynajmniej maksymalnie zminimalizować ryzyko wpływu człowieka na rozmieszczenie i skład gatunkowy zespołów szczątków karpologicznych, poszukiwano zbiorników możliwie trudno dostępnych. Jednocześnie, co okazało się dość trudne do pogodzenia, preferowano zbiorniki położone w sąsiedztwie pól, nieużytków i siedlisk ruderalnych, pozwalające na badanie reprezentacji gatunków ruderalnych i segetalnych, które mogą mieć wartość wskaźnikową i jednocześnie nieść informację o działalności człowieka w sąsiedztwie dawnych zbiorników.

W efekcie poszukiwań okazało się, że bardzo dobrym modelem, zarówno jeśli chodzi o charakter ekosystemu, jak i położenie, są niektóre zbiorniki powstałe w nieckach osiadania.

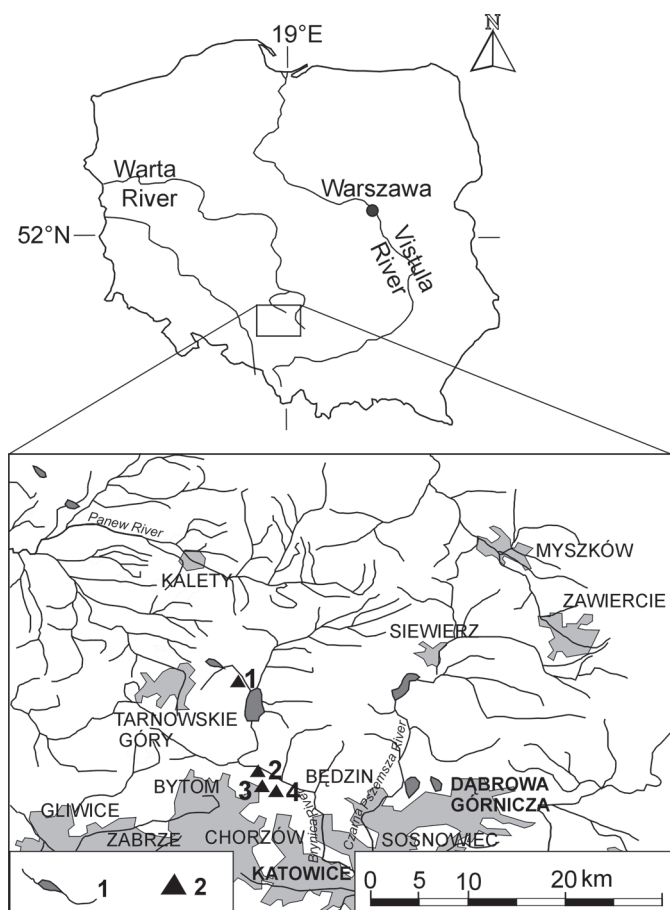
Ostatecznie do badań wybrano cztery antropogeniczne zbiorniki wodne położone na obszarze Wyżyny Śląskiej (ryc. 1), w których badania prowadzono podczas trzech sezonów w latach 2007—2009. W ostatecznych analizach uwzględniono także opublikowane (SZYMCHYK, 2012) rezultaty podobnych badań przeprowadzonych w piątym, niewielkim zbiorniku położonym w Sławkowie. Trzy z badanych zbiorników, które zlokalizowane są w nieckach osiadania (ryc. 2—4), oraz zbiornik powstały w wyniku zatamowania odpływu wód ze źródła położony w Sławkowie (fot. 8) to obiekty niewielkie, o powierzchni misy od 0,76 ha do 2,45 ha, i płytkie — o głębokości nieprzekraczającej 1,3 m. Ich cechy (silne wypłylenie, złagodzona rzeźba dna i silny rozwój roślinności) są charakterystyczne dla terminalnych stadiów rozwoju jezior i w niektórych przypadkach dla początkowych etapów ich funkcjonowania. Dlatego obserwowane w nich zależności między roślinnością a zespołami szczątków karpologicznych potraktowano jako reprezentatywne dla dawnych zbiorników będących w ostatniej fazie rozwoju. Zbiornikom tym na potrzeby niniejszej pracy nadano nazwy: Zapadlisko I, II i III, ujmując je w tekście jako: Z I, Z II i Z III (ryc. 2—4). Czwarty zbiornik, który powstał w wyrobisku po eksploatacji gliny, to obiekt znacznie większy, o miejscami bardzo stromo nachylonych brzegach i znacznej głębokości, sięgającej 11,5 m (ryc. 5). Jego cechy morfologiczne można uznać za charakterystyczne dla zbiorników wchodzących w stadium dojrzałości. Z tego też względu zależności między współczesną roślinnością a zespołami szczątków karpologicznych potraktowano jako reprezentatywne dla dawnych zbiorników będących w optymalnym stadium rozwoju. Zbiornik ten w dalszej części pracy nazwano Glinianka Piekary. Zbiorniki wybrane do badań charakteryzują się znacznym zróżnicowaniem roślinności wodnej (od 13 do 15 gatunków) oraz związanej z pasem szuwarów (od 33 do 45 gatunków). Wszystkie położone są w bezodpływowych zagłębieniach. Tylko zbiornik badany wcześniej w Sławkowie jest zbiornikiem odpływowym. Przepływ w nim jest jednak tak niewielki, że poza bezpośrednim sąsiedztwem odpływu nie tworzy prądu, który mógłby istotnie wpływać na transport diaspor. Szczegółową charakterystykę tego zbiornika przedstawia A. SZYMCHYK (2012).

2.2. Charakterystyka badanych zbiorników

2.2.1. Zespół zbiorników w nieckach osiadania (Z I, Z II i Z III)

Zbiorniki Zapadlisko I, II i III położone są blisko siebie (ryc. 1) i powstały w strefie osiadania KWK „Andaluzja” w Piekarach Śląskich. Są to obiekty młode, które wypełniały się w latach siedemdziesiątych ubiegłego wieku. Bliskość i podobna geneza sprawiają, że są to zbiorniki podobne morfologicznie, co

jest korzystne z punktu widzenia prowadzonych badań. Ich misy znajdują się w otwartym terenie, w otoczeniu segetalnych siedlisk pól i nieużytków. Jednak lekko pagórkowaty teren i dobrze rozwinięty pas szuwarów wokół zbiorników powodują, że nie są one bezpośrednio narażone na silne wiatry i falowanie (fot. 1—3). W odległości od 80 m do 90 m od zbiorników Z I i II znajdują się porośnięte roślinnością ruderalną hałdy skały płonej (fot. 17). Mimo takiego sąsiedztwa i wykorzystywania przez okoliczną ludność rejonu zbiorników jako terenów spacerowych, z uwagi na zamulenie dna i niedostępność brzegów porośniętych szerokim pasem szuwarów, same zbiorniki nie podlegają bezpośredniej presji człowieka mogącej istotnie wpływać na rozprzestrzenianie się roślin i ich diaspór oraz mieszanie stropowej warstwy osadów. Także wędkarze pojawiają się tu rzadko, ponieważ dostęp do lustra wody w przypadku każdego ze zbiorników ograniczony jest do niewielkiego fragmentu brzegu nieporośniętego wysokim szuwarem.



Ryc. 1. Lokalizacja badanych zbiorników

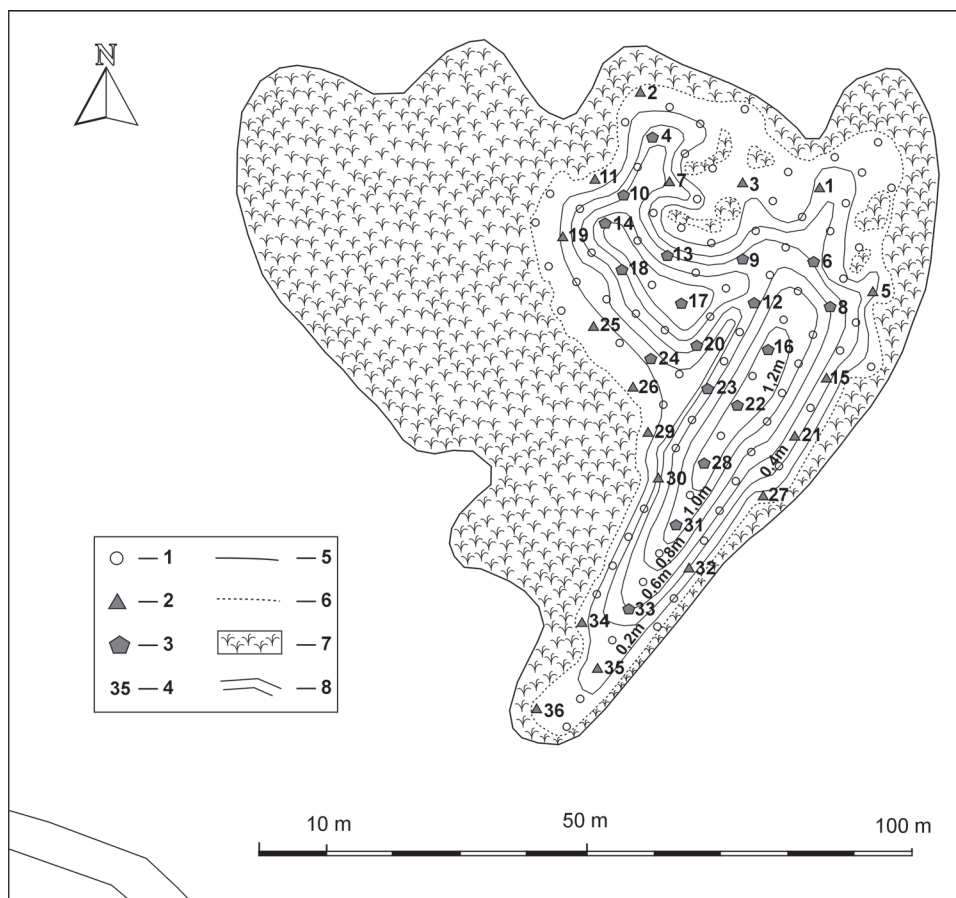
Fig. 1. Location of study reservoirs

Zbiorniki Z I, II i III charakteryzuje bardzo niewielka głębokość i duża przejrzystość wody. Z tego względu w praktyce cała powierzchnia ich dna reprezentuje strefę litoralu i stwarza bardzo dobre warunki do rozwoju roślinności. Niewielka głębokość i przejrzystość wód w zbiornikach umożliwiły wygodne prowadzenie dokładnych obserwacji roślinności z pontonu i precyzyjny pobór prób. Specyficzną cechą wód płytkich zbiorników Z I, II i III, mogącą mieć wpływ na produkcję nasion niektórych gatunków roślin (np. *Ceratophyllum submersum*), jest ich silne nagrzewanie się latem. Maksymalna ich temperatura zanotowana w trakcie badań wynosiła ok. 27°C. Mimo że zasilanie badanych zbiorników odbywa się za pośrednictwem opadów i spływu powierzchniowego, w okresie badań i w roku poprzedzającym (lata 2006—2009) sezonowe wahania poziomu wody we wszystkich zbiornikach były stosunkowo niewielkie i nie przekraczały maksymalnie 4 cm. Jednak jak wskazują obserwacje prowadzone w latach poprzedzających badania, wahania te, szczególnie w odniesieniu do Zapadliska II, w zależności od warunków meteorologicznych w danym roku mogą być znacznie większe. Generalnie najwyższe stany wody w zbiornikach co roku odnotowywano wczesną wiosną, a najniższe — latem. Rzeźba dna zbiorników już z uwagi na ich genezę jest mało urozmaicona, a dodatkowo złagodzona została nagromadzoną warstwą osadów. Sąsiedztwo siedlisk ruderalnych okolicznych hałd (fot. 17) i siedlisk segetalnych (fot. 3b) może wpływać na pojawianie się w osadach diaspor gatunków obcych dla lokalnych hydrogenicznych fitocenoz. Z punktu widzenia założeń pracy jest to jednak korzystne i pozwala na ocenę możliwości migracji diaspor tych gatunków z okolicznych antropogenicznych siedlisk. Elementami biocenoz zbiorników, które mogą istotnie wpływać na rozprzestrzenianie się roślin i ich diaspor, są ryby i ptaki wodne. Płytkie zbiorniki ze względu na dostępność bazy pokarmowej i dobrze rozwinięty pas szuwarów stanowią dogodne miejsce lęgów i odpoczynku między innymi: kaczki krzyżówki *Anas platyrhynchos* L., łyski *Fulica atra* L., kokoszki wodnej *Gallinula chloropus* L. czy łabędzia niemego *Cygnus olor* Gmelin (fot. 14), które jak wykazały badania (PROCTOR, 1962; 1968; O'HARE i in., 2007; GREEN i in., 2008; WONGSRIPHUEK i in., 2008; BROCHET i in., 2010) mogą uczestniczyć w rozprzestrzenianiu diaspor.

Spośród występujących tu ryb największe znaczenie dla dyspersji diaspor mogą mieć poszukujące pokarmu w osadach lin *Tinca tinca* L. i karaś srebrzysty *Carassius gibelio* Bloch. (BRYLIŃSKA, red., 1986). Podstawowe parametry analizowanych zbiorników położonych w nieckach osiadania przedstawiają się następująco:

Zbiornik Zapadlisko I

Misa zbiornika ma powierzchnię ok. 0,83 ha, z czego na otwarte lustro wody przypada ok. 34,0 ha. Maksymalna głębokość wody, notowana w zagłębieniu we wschodniej części zbiornika, wynosi 1,29 m (ryc. 2).



Ryc. 2. Plan batymetryczny zbiornika Z I i rozmieszczenie punktów poboru prób osadów:

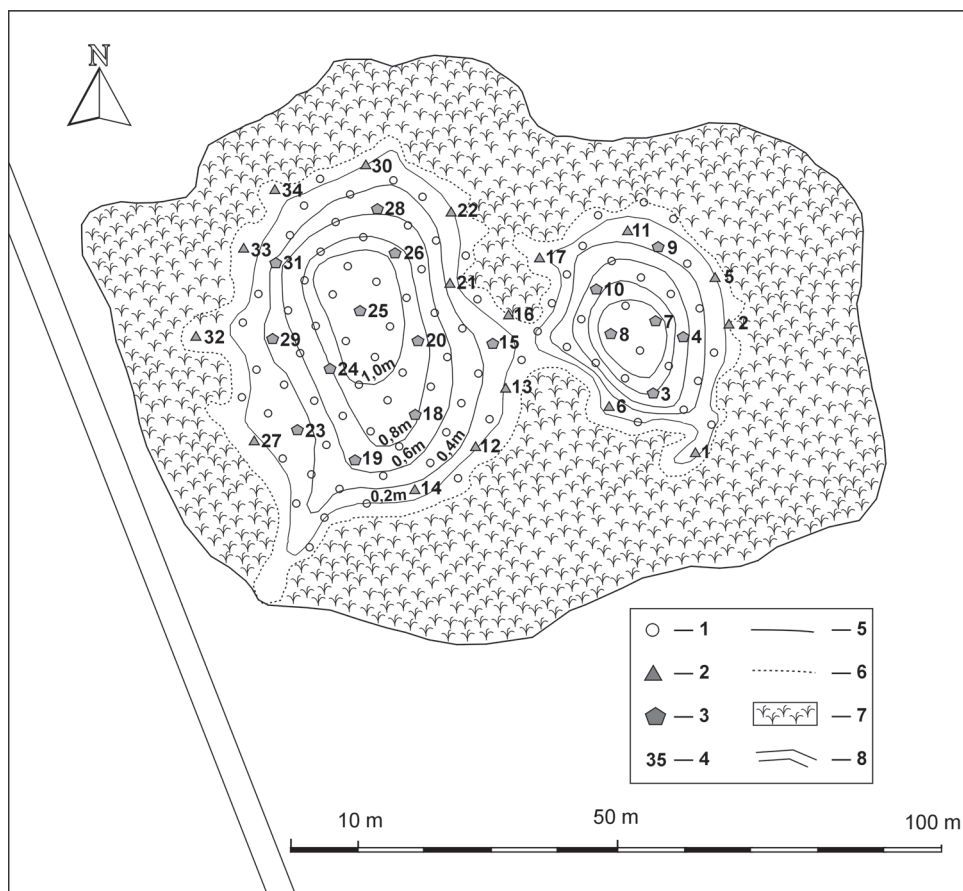
1 — punkty oceny procentowego pokrycia roślinnością, 2 — próby reprezentujące strefę brzegową, 3 — próby reprezentujące centralną część misy, 4 — numery prób, 5 — zasięg misy zbiornika, 6 — zasięg roślinności szuwarowej, 7 — szuwały, 8 — drogi

Fig. 2. Bathymetric plan of reservoir Z I and distribution of sediment sampling points:

1 — points of evaluation of vegetation percentage coverage, 2 — samples representing the nearshore zone, 3 — samples representing the central part of reservoir, 4 — sample number, 5 — extent of reservoir bowl, 6 — extent of reed bed vegetation, 7 — reed bed vegetation, 8 — roads

Zbiornik Zapadlisko II

Misa tego zbiornika podzielona jest na dwie części połączone przesmykiem i ma powierzchnię ok. 1,2 ha. Na otwarte lustro wody przypada tu ok. 0,53 ha. Maksymalna głębokość wody wynosi 1,15 m (ryc. 3).



Ryc. 3. Plan batymetryczny zbiornika Z II i rozmieszczenie punktów poboru prób osadów:
 1 — punkty oceny procentowego pokrycia roślinnością, 2 — próby reprezentujące strefę brzegową,
 3 — próby reprezentujące centralną część misy, 4 — numery prób, 5 — zasięg misy zbiornika, 6 — za-
 sięg roślinności szuwarowej, 7 — szuwały, 8 — drogi

Fig. 3. Bathymetric plan of reservoir Z II and distribution of sediment sampling points:
 1 — points of evaluation of vegetation percentage coverage, 2 — samples representing the nearshore zone,
 3 — samples representing the central part of reservoir, 4 — sample number, 5 — extent of reservoir bowl,
 6 — extent of reed bed vegetation, 7 — reed bed vegetation, 8 — roads

Zbiornik Zapadlisko III

Jest to najmniejszy z analizowanych zbiorników. Jego misa ma powierzchnię ok. 0,76 ha, z czego na otwarte lustro wody przypada tylko ok. 0,25 ha. Maksymalna głębokość tego zbiornika wynosi 1,23 m (ryc. 4).



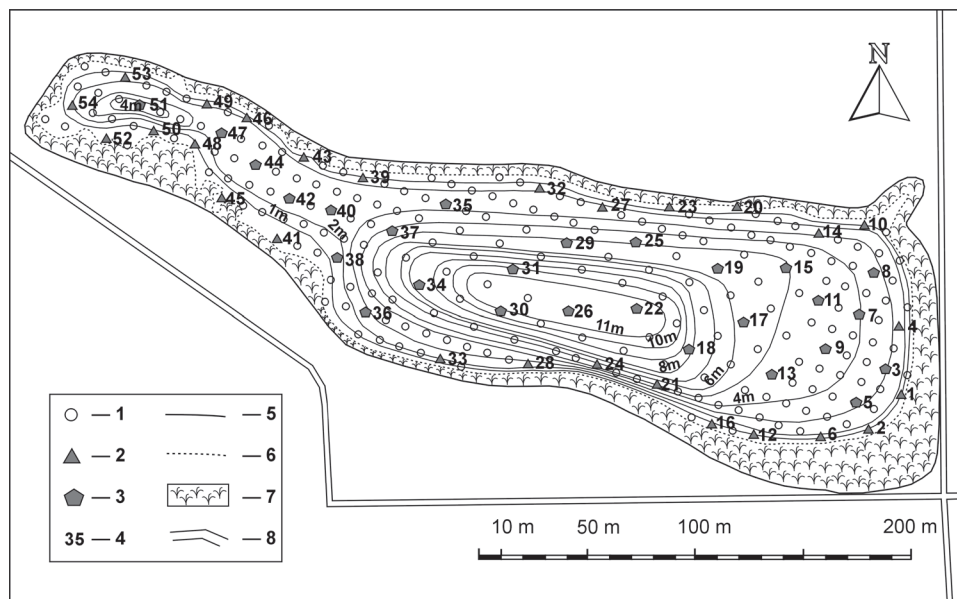
Ryc. 4. Plan batymetryczny zbiornika Z III i rozmieszczenie punktów poboru prób osadów:
 1 — punkty oceny procentowego pokrycia roślinnością, 2 — próby reprezentujące strefę brzegową,
 3 — próby reprezentujące centralną część misy, 4 — numery prób, 5 — zasięg misy zbiornika, 6 — za-
 sięg roślinności szuwarowej, 7 — szuwały, 8 — drogi

Fig. 4. Bathymetric plan of reservoir Z III and distribution of sediment sampling points:
 1 — points of evaluation of vegetation percentage coverage, 2 — samples representing the nearshore zone,
 3 — samples representing the central part of reservoir, 4 — sample number, 5 — extent of reservoir bowl,
 6 — extent of reed bed vegetation, 7 — reed bed vegetation, 8 — roads

2.2.2. Zbiornik Glinianka Piekary

Największy z analizowanych zbiorników to położona w wyrobisku po eksploatacji gliny Glinianka Piekary (fot. 4). Zbiornik podzielony jest na dwie części: zachodnią i wschodnią. Są one połączone bardzo płytkim przesmykiem, który został zablokowany przez rozrastający się szuwar. Do badań wybrano zachodni, większy zbiornik. Powierzchnia jego misy wynosi 3,8 ha, z czego z uwagi na strome brzegi i słabo rozwiniętą linię szuwarów na otwarte lustro

wody przypada aż 3,1 ha (fot. 4a). Maksymalna głębokość zbiornika wynosi 11,5 m. Optymalna dla rozwoju roślin strefa dna położona do 4 m głębokości zajmuje ok. 63% jego misy (ryc. 5).



Ryc. 5. Plan batymetryczny zbiornika Glinianka Piekary i rozmieszczenie punktów poboru prób osadów:

1 — punkty oceny procentowego pokrycia roślinnością, 2 — próby reprezentujące strefę brzegową, 3 — próby reprezentujące centralną część misy, 4 — numery prób, 5 — zasięg misy zbiornika, 6 — zasięg roślinności szuwarowej, 7 — szuwary, 8 — drogi

Fig. 5. Bathymetric plan of reservoir Glinianka Piekary and distribution of sediment sampling points:

1 — points of evaluation of vegetation percentage coverage, 2 — samples representing the nearshore zone, 3 — samples representing the central part of reservoir, 4 — sample number, 5 — extent of reservoir bowl, 6 — extent of reed bed vegetation, 7 — reed bed vegetation, 8 — roads

Zbiornik występuje w otoczeniu lasów, które osłaniają go od silnych wiatrów, co ogranicza falowanie. Tylko w sąsiedztwie północno-wschodniej części misy, w niewielkiej od niej odległości, znajdują się małe fragmenty otwartych siedlisk ruderalnych. Obserwacje prowadzone w okresie poprzedzającym badania i w trakcie badań wykazały, że glinianka charakteryzuje się stabilnym poziomem lustra wody. Biegająca wokół zbiornika ścieżka sprawia, że okolicę miejscowa ludność traktuje jako tereny spacerowe. Ponieważ niebezpieczne, strome brzegi, zakaz kąpieli i położenie na prywatnym terenie wykluczają biwakowanie, zbiornik nie podlega istotnej dla dyspersji diaspor i formowania tafocenoz presji człowieka. Z Glinianki Piekary rzadko korzystają również wędkarze, którzy czasem pojawiają się tylko w kilku miejscach jej wschodniej części. Podobnie jak w zbiornikach Z I, II i III, na rozprzestrzenianie się roślin i ich diaspor w omawianym zbiorniku mogą mieć wpływ występujące tu ryby i ptaki wodne.

3. Metodyka badań

3.1. Badania flory i roślinności w latach 2007–2009

Badania składu gatunkowego, liczebności gatunków i ich rozmieszczenia we wszystkich zbiornikach prowadzono w latach 2007–2009. Gatunki podzielono na 4 grupy związane z różnymi typami siedlisk. Mowa o siedliskach: (1) limnicznych — ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających, (2) telmatycznych — rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów, (3) terestrycznych — rośliny zielne stwierdzone poza pasem szuwarów, oraz (4) drzewa i krzewy. Corocznej analizie podlegała roślinność szuwarowa i wodna. Do penetracji zbiorników używano pontonu. Do badań roślinności wodnej w obrębie tafli wody wyznaczano transekty, na których określano punkty kontrolne obejmujące obszar o promieniu 1 m. W przypadku płytkich, niewielkich zbiorników Z I, II i III punkty kontrolne wyznaczono na każdym transekcje, co 5 m (ryc. 2–4). W zbiorniku Glinianka Piekary punkty te rozmieszczono co 10 m, w miejscach o głębokości mniejszej niż 5 m, i co 20 m, w miejscach, w których głębokość przekraczała 5 m (ryc. 5). Skład gatunkowy badano, wykonując w połowie lipca każdego roku spisy florystyczne obejmujące misy zbiorników wraz z przylegającym do nich obszarem o szerokości 100 m. Dla drzew i krzewów oraz gatunków związanych z pasem szuwarów podczas badań sporządzono także schematy rozmieszczenia. W przypadku drzew i krzewów schematy te objęły osobniki rosnące maksymalnie 50 m od misy zbiorników. Dla pozostałych gatunków, związanych z siedliskami terestrycznymi, każdorazowo notowano stanowiska osobników rosnących najbliżej zbiornika. W obrębie lustra wody spisu dokonywano, poruszając się generalnie po wyznaczonych transektach, jednak aby uchwycić pojawienie się pojedynczych osobników nowych gatunków, każdorazowo penetrowano także obszar pomiędzy nimi. Jednocześnie ze spisem florystycznym prowadzona była ocena ogólnej liczebności gatunków w zbiorniku. W tym wypadku posłużono się pięciostopniową (*dominant, abundant, frequent, occasional, rare*) skalą częstości DAFOR (PALMER i in., 1992).

W 2009 r., stosując skalę Braun-Blanqueta (BARBOUR i in., 1987), dokonano oceny procentowego pokrycia poszczególnych gatunków roślin wodnych w wyznaczonych punktach kontrolnych. Pokrycie to zostało następnie zilustrowane na schematach. Oceny liczebności gatunków wodnych i ich pokrycia wykonane w zbiornikach Zapadlisko I, II i III, dzięki możliwości zastosowania bezpośredniej obserwacji, którą umożliwiła przejrzystość wody i dostępność dna, należy uznać za bardzo dokładne. W przypadku zbiornika Glinianka Piekary na większości punktów kontrolnych, z uwagi na głębokość, do połowu roślin z dna wykorzystywano opuszczany na linie chwytacz roślin, pozwalający na skuteczne zaczepienie i wyłowienie nawet niewielkich okazów. Jednak z uwagi na brak obserwacji bezpośredniej zarówno ocenę ogólnej liczebności gatunków, jak i ich pokrycia w punktach kontrolnych, mimo że wystarczająco dokładną dla założonych badań, należy uznać za szacunkową. Aby uchwycić zmiany w składzie gatunkowym roślinności szuwarowej, opływano zbiorniki wzdłuż granicy szuwarów, zwracając szczególną uwagę na gatunki rosnące w bezpośrednim sąsiedztwie otwartego lustra wody. Jednocześnie podczas badań roślinności wzdłuż transektów dokonywano także pomiarów głębokości, co pozwoliło na wykonanie planów batymetrycznych zbiorników. Nazewnictwo gatunków przyjęto zgodnie z International Plant Names Index, a nazwy zbiorowisk roślinnych podano za W. MATUSZKIEWICZEM (2013).

3.2. Pobór próbek osadów i analiza makroszczątków

W połowie lipca 2009 r. w wybranych punktach kontrolnych pobrano z czterech zbiorników ogółem 150 prób o miąższości 2 cm ze stropowej warstwy osadów. W zbiornikach Zapadlisko I, II i III poboru prób dokonano za pomocą zmodyfikowanego rurowego próbnika typu Kajak (AABY i DIGERFELDT, 1986). W zbiorniku Glinianka Piekary, z uwagi na jego znaczną głębokość, użyto w tym celu próbnika osadów dennych Van Veena, dzięki któremu uzyskiwano próbki z niezaburzoną stropową warstwą osadów. Mimo że precyzyjne oznaczenie wieku osadów nie było możliwe, przyjęto za doświadczeniami innych autorów (DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; ZHAO i in., 2006), że pobrana warstwa będzie zawierać reprezentację współczesnej roślinności. Ponadto taka miąższość warstwy umożliwiała wygodne i wystarczająco precyzyjne pobieranie prób. Miejsca poboru prób we wszystkich zbiornikach dobierano tak, aby reprezentowały strefę brzegową, centralną część misy i niewielkie zagłębienia dna. Starano się także, aby były one możliwie równomiernie rozmieszczone. Zwracano również uwagę, aby w każdym zbiorniku liczba prób reprezentujących strefę brzegową i strefę toni była jednakowa (ryc. 2—5). Objętość prób przeznaczonych do analizy makroszczątkowej wynosiła 100 cm³. W celu separacji diaspor świeży osad płukano, używając sita o oczkach 0,2 mm. Podczas

oznaczania szczątków karpologicznych korzystano ze specjalistycznych kluczy i atlasów (np.: KATZ i in., 1965; BERGGREN, 1969; AALTO, 1970; CAPPERS i in., 2006). Posiłkowano się także zebraną wcześniej, między innymi w badanym terenie, kolekcją okazów porównawczych. W przypadku niektórych szczątków karpologicznych celowo zrezygnowano z precyzyjnego określenia ich przynależności systematycznej. Dotyczy to nasion niektórych rodzajów, w tym przede wszystkim licznie reprezentowanych: *Typha*, *Juncus*, *Epilobium*, *Mentha*, *Salix* czy rodziny *Poaceae*, których oznaczenie do poziomu gatunku jest trudne lub w praktyce dla wielu okazów często niemożliwe.

3.3. Analiza relacji między współczesną roślinnością a zespołami makroszczątków

Analizowane próby osadów podzielono w każdym zbiorniku na dwie serie. Jedna z nich reprezentuje osady strefy brzegowej sąsiadującej z pasem szuwarów, natomiast druga — osady centralnej części misy. W niewielkich zbiornikach Zapadlisko I, II i III próby reprezentujące strefę brzegową pobierane były z punktów zlokalizowanych w odległości mniejszej niż 5 m od zwartego pasa szuwarów lub większych kęp roślinności. Zwykle jednak odległość ta wynosiła mniej niż 1 m. W większym zbiorniku Glinianka Piekary próby reprezentujące strefę brzegową pochodziły z punktów zlokalizowanych w odległości mniejszej niż 2 m. W celu wskazania punktów o istotnej statystycznie koncentracji makroszczątków w przypadku gatunków reprezentowanych przez wystarczającą liczbę diaspor zastosowano metodę K. Doi (RUNGE, 2006). Metoda ta opiera się na analizie wariancji z wykorzystaniem tabel wartości krytycznych. Uznawana jest za najbardziej poprawną statystycznie metodę, pozwalającą na wyznaczanie elementów dominujących (RUNGE, 2006). Wyniki tej analizy zostały przedstawione na schematach ilustrujących współczesne rozmieszczenie roślinności i dystrybucję jej szczątków karpologicznych (schem. 1—12). Aby określić relacje między liczbą współcześnie występujących gatunków a ich reprezentacją w zespołach makroszczątków, dla każdej z grup roślin obliczono odsetek współcześnie występujących gatunków reprezentowanych w zespołach makroszczątków. Dla składu gatunkowego zespołów makroszczątków i współczesnych fitocenoz w analizowanych zbiornikach obliczono także współczynnik podobieństwa Sørensen (QS), według wzoru zaproponowanego przez T.A. SØRENSEN (1948):

$$QS = 100 \frac{2c}{a + b},$$

gdzie: c — liczba gatunków wspólnych dla dwóch zgrupowań, a — liczba gatunków w zgrupowaniu pierwszym, b — liczba gatunków w zgrupowaniu drugim.

W przypadku niektórych rodzajów oznaczenie szczątków karpologicznych roślin do poziomu gatunku w praktyce jest bardzo utrudnione lub wręcz niemożliwe do ustalenia z całą pewnością. Dlatego też postanowiono sprawdzić, jakie są rzeczywiste możliwości odzwierciedlenia składu gatunkowego współczesnej roślinności w zespołach makroszczątków. W tym celu relacje między liczbą współcześnie występujących gatunków a ich reprezentacją w zespołach makroszczątków pojedynczej, najbogatszej w makroszczątki próby z każdego zbiornika zostały obliczone także w odniesieniu do liczby gatunków współcześnie występujących, dla których możliwe było łatwe i pewne oznaczenie ich szczątków karpologicznych. I tak ponieważ nie oznaczano do gatunku taksonów z rodzaju *Typha* sp., w obliczeniach zamiast dwu współcześnie występujących gatunków przyjmowano jeden. Podobnie potraktowano także między innymi rodzaje: *Epilobium*, *Juncus*, *Salix*, *Cirsium*, *Sonchus*, czy rodzinę *Poaceae*. Wyniki analiz zaprezentowano w tabelach.

4. Wyniki badań

4.1. Flora i roślinność w latach 2007–2009

Przeprowadzony spis florystyczny pokazał, że spośród badanych obiektów największą różnorodnością gatunkową charakteryzował się zbiornik Glinianka Piekary i jego otoczenie, gdzie odnaleziono ogółem 188 gatunków roślin (tabela 4). Spośród płytkich zbiorników położonych w nieckach osiadania największe zróżnicowanie gatunkowe cechowało zbiornik Z II (176 gatunków). Pod względem liczby gatunków roślin zanurzonych i o liściach pływających najbogatszy, z 15 gatunkami, okazał się zbiornik Z I. Również rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów przez największą liczbę gatunków (45) reprezentowane były w zbiorniku Z I (tabela 1). Trzyletni monitoring zmian zachodzących w składzie i strukturze roślinności wykazał we wszystkich badanych zbiornikach znaczną stałość funkcjonujących w nich fitocenoz (tabela 1–4). Spostrzeżenia te dotyczą przede wszystkim zbiorowisk roślinności szuwarowej, a szczególnie gatunków w nich dominujących. Podczas badań w żadnym ze zbiorników nie zanotowano znaczących zmian w składzie gatunkowym ani liczebności gatunków budujących szuvary. Nieco większe zmiany dotyczyły składu gatunkowego i liczebności roślin wodnych w poszczególnych zbiornikach. Przy czym większą zmienność w tej grupie roślin zaobserwowano w płytkich zbiornikach Zapadlisko I, II i III. Stwierdzone w ciągu trzech sezonów zmiany stanu flory i roślinności oraz ich stan w 2009 r. w poszczególnych zbiornikach przedstawia się następująco:

Zbiornik Zapadlisko I

Skład gatunkowy zbiorowisk szuwarowych w ciągu trzech sezonów ulegał w tym zbiorniku niewielkim zmianom (tabela 1). W latach 2008–2009 odnaleziono tu 7 nieobserwowanych w poprzednim sezonie gatunków. Niewielki wzrost liczebności populacji w stosunku do 2007 r. stwierdzono natomiast tylko w przypadku *Eleocharis palustris*. Ogółem w trakcie badań odnaleziono 45 ga-

tunków roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów. Skład gatunkowy fitocenoz budowanych przez rośliny zanurzone i o liściach pływających ulegał niewielkim zmianom. Ogółem w trakcie badań stwierdzono występowanie 14 gatunków roślin naczyniowych i ramienice *Chara* sp. Dwanaście z nich i ramienice były obecne w zbiorniku podczas wszystkich sezonów. Znaczący wzrost liczebności w stosunku do 2007 r. zanotowano w przypadku *Elodea canadensis* (fot. 22) i *Zannichellia palustris*. Jednocześnie spadek liczebności zaobserwowano w przypadku *Ceratophyllum submersum* i *Batrachium circinatum*.



Fot. 1. Widok na zbiornik Z I (fot. A. SZYM CZYK):

a — północna część misy zbiornika, **b** — wschodnia część misy zbiornika

Phot. 1. View of the reservoir Z I (phot. A. SZYM CZYK):

a — the northern part of the bowl reservoir, **b** — the eastern part of the bowl reservoir

Tabela 1. Liczebność populacji roślin w latach 2007—2009 (wg skali DAFOR, dominujący (5), obfity (4), częsty (3), sporadyczny (2), rzadki (1), pojedynczy) i szczątków karpologicznych w osadach zbiornika Z I

Table 1. Whole-reservoir DAFOR [dominant (5), abundant (4), frequent (3), occasional (2), rare (1), single] scores for plants recorded in 2007—2009 with information on their representation by macrofossils in the sediment reservoir Z I

Lp.	Gatunek	Ocena częstości występowania gatunków w obrębie misy zbiornika (skala DAFOR)			Szczątki karpologiczne (2009)		
		2007	2008	2009	całkowita liczba szczątków odnalezionych w próbach	procent prób, w których odnaleziono szczątki gatunku	procent szczątków w próbach strefy brzegowej
Siedliska limniczne — ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających							
1	<i>Chara</i> sp. (oospory)	3	3	3	1 960	72,2	40,8
2	<i>Batrachium</i> sp. (<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach)	+	1	+	40	41,7	55,0
3	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	0	+	+	—	—	—
4	<i>Ceratophyllum submersum</i> L.	3	2	2	10	25,0	60,0
5	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	3	3	4	—	—	—
6	<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	—	—	—
	<i>Lemna trisulca</i> L.	+	+	+	—	—	—
7	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	1	2	1	251	52,8	11,2
8	<i>Najas marina</i> L.	1	1	1	89	38,9	18,0
9	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	+	+	+	6	11,1	83,3
10	<i>Potamogeton crispus</i> L. (endokarpy)	1	1	1	16	16,7	75,0
11	<i>Potamogeton lucens</i> L. (endokarpy)	0	+	+	—	—	—
12	<i>Potamogeton pectinatus</i> L. (endokarpy)	1	1	1	2	5,6	100,0
13	<i>Potamogeton pusillus</i> L. (endokarpy)	1	1	1	5	11,1	60,0
14	<i>Zannichellia palustris</i> L.	+	1	1	15	16,7	20,0
Siedliska telmatyczne — rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów							
1	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	355	69,4	24,2
2	<i>Bidens tripartita</i> L.	+	+	+	6	5,6	83,3
3	<i>Bulboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	+	+	+	1	2,8	100,0
4	<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	1	2,8	0,0
5	<i>Carex bohemica</i> L.	0	0	+	—	—	—
	<i>Carex flacca</i> Schreb				82	25,0	73,2
6	<i>Carex flacca</i> (pęcherzyki)	2	2	2	145	27,8	53,8
	<i>Carex nigra</i> Reichard				9	16,8	77,8
7	<i>Carex nigra</i> (pęcherzyki)	1	1	1	2	2,8	100,0
	<i>Carex pseudocyperus</i> L.				34	38,9	85,3
8	<i>Carex pseudocyperus</i> (pęcherzyki)	+	+	+	13	27,8	61,6
	<i>Carex rostrata</i> Stokes				10	16,8	70,0
	<i>Carex rostrata</i> (pęcherzyki)	1	1	1	10	16,8	40,0
10	<i>Carex vesicaria</i> L.	0	+	+	—	—	—
	<i>Carex vulpina</i> L.				23	30,6	39,1
11	<i>Carex vulpine</i> (pęcherzyki)	+	+	+	2	5,6	50,0
	<i>Carex</i> sp.				11	27,8	54,6
	<i>Carex</i> sp. (pęcherzyki)		—		7	16,8	57,1
12	<i>Chenopodium rubrum</i> L.	+	+	+	2 132	86,1	69,0
13	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult	+	1	1	285	41,7	92,6
	<i>Epilobium hirsutum</i> L.		+				
14	<i>Epilobium palustre</i> L.	0	+	0	32	41,7	40,6
	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	+	+	+			
15	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+	+	2	5,6	100,0
16	<i>Galium uliginosum</i> L.	0	+	+	—	—	—
17	<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	+	+	+	3	8,3	66,7
18	<i>Iris pseudacorus</i> L.	+	+	+	—	—	—
	<i>Juncus articulatus</i> L.		+	+			
19	<i>Juncus effusus</i> L.	1	1	1	72	25,0	83,3
	<i>Juncus inflexus</i> L.	+	+	+			
20	<i>Lotus uliginosus</i> Schkuhr	+	+	+	—	—	—
21	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	46	44,4	76,1
22	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	2	5,6	100,0
23	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+	+	9	13,9	44,4
24	<i>Mentha aquatica</i> L.	0	+	+			
	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Hudson	+	+	+	25	27,8	64,0
25	<i>Myosotis scorpioides</i> (L.) L.	0	+	+	—	—	—
26	<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+	0	0	—	—	—
27	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex. Steudel	3	3	3	294	91,7	74,2
28	<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	+	+	+	34	50,0	55,8
29	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	+	+	+	51	44,4	56,9
30	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	+	+	+	—	—	—
31	<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	+	+	+	—	—	—
32	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	+	—	—	—
33	<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	+	+	+	31	33,3	54,8
34	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	+	+	+	3	8,3	33,3
35	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	+	+	—	—	—
36	<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	0	0	+	—	—	—
37	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	—	—	—
38	<i>Sparganium erectum</i> L. em. Rchb.	+	+	+	23	30,6	69,6
39	<i>Stellaria uliginosa</i> Murray	+	+	+	53	19,4	17,0
40	<i>Typha latifolia</i> L.	5	5	5	8 042	97,2	56,6
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza pasem szuwarów, w obrębie misy zbiornika							
1	<i>Achillea millefolium</i> L.				11	19,4	100,0
2	<i>Anthriscus sylvestris</i> L.				6	8,3	50,0
3	<i>Artemisia</i> sp. (<i>Artemisia vulgaris</i> L.)				2	5,6	100,0
4	<i>Cardamine</i> sp. (<i>Cardamine pratensis</i> L.)				1	2,8	100,0
5	<i>Carex hirta</i> L.				11	16,7	54,5
	<i>Carex hirta</i> L. (pęcherzyki)				1	2,8	0,0
6	<i>Cirsium</i> sp. (<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.)				17	36,1	58,8
7	<i>Daucus carota</i> L.				41	38,9	82,9
8	<i>Geum</i> sp. (<i>Geum urbanum</i> L.)				5	5,6	100,0
9	<i>Melilotus</i> sp. (<i>Melilotus albus</i> Medik.)				14	11,1	0,0
10	<i>Pastinaca sativa</i> L.				2	5,6	100,0
11	<i>Plantago lanceolata</i> L.				7	8,3	42,9
12	<i>Plantago major</i> L.				16	30,6	25,0
13	<i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis stolonifera</i> L., <i>Alopecurus geniculatus</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert, <i>Poa annua</i> L., <i>Poa palustris</i> L.)				155	86,1	50,3
14	<i>Ranunculus</i> sp. (<i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L.)				67	41,7	38,8
15	<i>Rumex crispus</i> L.				36	30,6	19,4
16	<i>Solidago</i> sp. (<i>Solidago canadensis</i> L.)				887	91,7	68,7
17	<i>Sonchus</i> sp. (<i>Sonchus arvensis</i> L.)				2	2,8	100,0
18	<i>Stachys</i> sp. (<i>Stachys palustris</i> L.)				1	2,8	100,0
19	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.				27	33,3	55,6
20	<i>Urtica dioica</i> L.				1	2,8	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w obrębie misy zbiornika: <i>Galeopsis tetrahit</i> L., <i>Geranium palustre</i> L., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch., <i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre, <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Valeriana officinalis</i> L.							
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 50 m							
1	<i>Silene</i> sp. (<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke)				68	44,4	41,2
2	<i>Tanacetum vulgare</i> L.				1	2,8	0,0
3	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg				3	8,3	33,3
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w odległości do 50 m od misy zbiornika: <i>Anthyllis vulneraria</i> L., <i>Cerastium holosteoides</i> Fr. em. Hyl., <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, <i>Chenopodium album</i> L., <i>Crepis biennis</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) J.M. Coult., <i>Oenothera biennis</i> L., <i>Oenothera rubricaulis</i> Kleb., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Bromus arvensis</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth, <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench, <i>Poa pratensis</i> L.), <i>Rumex maritimus</i> L., <i>Scabiosa ochroleuca</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia sepium</i> L.							
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 100 m							
1	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.				1	2,8	100,0
2	<i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek.				1	2,8	100,0
3	<i>Viola</i> sp. (<i>Viola arvensis</i> Murr.)				5	2,8	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Ballota nigra</i> L., <i>Centaurea scabiosa</i> L., <i>Centaurea stoebe</i> L., <i>Cichorium intybus</i> L., <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist, <i>Convolvulus arvensis</i> L., <i>Echium vulgare</i> L., <i>Euphorbia cyparissias</i> L., <i>Fumaria officinalis</i> L., <i>Geranium robertianum</i> L., <i>Linaria vulgaris</i> Mill., <i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Medicago lupulina</i> L., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Melampyrum pratense</i> L., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B.), <i>Reseda lutea</i> L., <i>Rumex acetosella</i> L., <i>Rumex obtusifolius</i> L., <i>Saponaria officinalis</i> L., <i>Senecio viscosus</i> L., <i>Senecio vulgaris</i> L., <i>Sonchus oleraceus</i> L., <i>Trifolium arvense</i> L., <i>Verbascum thapsus</i> L.							
Drzewa i krzewy							
	<i>Betula pendula</i> Roth (owoce)				90	72,2	58,9
1	<i>Betula pendula</i> (łuski owocowe)				3	5,6	100,0
2	<i>Rubus</i> sp.				3	5,6	100,0
3	<i>Salix</i> sp. (<i>Salix alba</i> L., <i>Salix caprea</i> L., <i>Salix fragilis</i> L., <i>Salix pentandra</i> L., <i>Salix triandra</i> L.) (nasiona)				6	13,9	83,3
	<i>Salix</i> sp. (fragmenty owoców)				7	11,1	100,0
4	<i>Sambucus nigra</i> L.				2	5,6	50,0
Pozostałe drzewa i krzewy stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Prunus serotina</i> Ehrh., <i>Rosa canina</i> L., <i>Pyrus communis</i> L., <i>Populus tremula</i> L., <i>Solanum dulcamara</i> L.							

* Nieopisany w tabeli rodzaj makroszczątków oznacza nasiona lub owoce.

* Undescribed in the table type of macroremains means seeds or fruit.

W sąsiedztwie zbiornika stwierdzono występowanie ogółem 14 gatunków drzew i krzewów. W 2009 r. w zbiorniku największą powierzchnię zajmowały zbiorowiska *Elodeetum canadensis* (PIGN 1953) PASS. 1964 i zbiorowiska ze związku *Charion fragilis* KRAUSCH 1964 (fot. 15b). Znaczącą powierzchnię zajmowały także zbiorowiska ze związku *Potamnion* KOCH 1926 em. OBERD. 1957, miejscami z dominacją: *Myriophyllum spicatum*, *Najas marina*, *Potamogeton pectinatus* lub *C. submersum*. Niewielkie fitocenozy w zbiorniku budowały także *Potamogeton crispus*, *P. pusillus* i *Zannichellia palustris*. Przez pojedyncze osobniki reprezentowane były: *B. circinatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens* i dwa gatunki *Lemna*. Roślinność szuwarowa budowana była głównie przez zbiorowiska szuwaru pałkowego *Typhetum latifoliae* Soó 1927. Nieco mniejszą powierzchnię zajmował szuwar trzcinowy *Phragmitetum australis* (GAMS 1927) SCHMALE 1939 (fot. 1). Znaczącej wielkości płyty roślinności w kompleksie zbiorowisk szuwarowych tworzyły także zbiorowiska ze związku *Magnocaricion* KOCH, 1926, które budowały *Carex flacca* i *Carex rostrata*. Miejscami przy brzegu rozwijały się niewielkie płyty *Eleocharietum palustris* ŠENNIKOV 1919. Na żywych i obumarłych kępach roślin szuwarowych i na skraju szuwarów rosły nieliczne między innymi: *Epilobium hirsutum*, *Mentha longifolia*, *Lythrum salicaria*, *Polygonum lapathifolium*, *Rumex crispus* i *Stellaria uliginosa*. Częściej, szczególnie na brzegach w środkowej części zbiornika, występowały tylko: *Juncus effusus*, *Lycopus europaeus* i *Sparganium erectum*. Szerokość pasa szuwarów w zachodniej części misy przekraczała 40 m. Drzewa w rejonie zbiornika reprezentowane były głównie przez: *Salix alba*, *S. fragilis*, *Betula pendula* i *Populus tremula*. Spośród krzewów najliczniej występowały różne gatunki *Salix* (tabela 1) i *Rubus*, przy czym najbliższej lustra, w bezpośrednim jego sąsiedztwie, rosły tu wierzby. W obrębie misy zbiornika, przede wszystkim zaś we wschodniej jego części, odnotowano również niewielkie płyty muraw porastające ścieżkę i mały, odwiedzany przez ludzi fragment brzegu. W ich fitocenozach oprócz traw licznie występowały między innymi: *Achillea millefolium*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Ranunculus repens* i *Stellaria media*. Misa zbiornika od wschodu i północnego zachodu otoczona jest nieużytkami, porośniętymi głównie nawłocią kanadyjską *Solidago canadensis*. Od zachodu i północy do szuwarów przylegają niewielkie łąki i pola uprawne obsiewane zbożem lub obsadzone kapustą i marchwią. W odległości ok. 70 m na południe i południowy zachód od zbiornika znajdują się siedliska ruderalne związane z gruntową drogą i hałdą (fot. 17). Spośród najliczniej występujących tu gatunków wymienić należy: *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios* i *Tussilago farfara*.

Zbiornik Zapadlisko II

W zbiorniku tym w ciągu trzyletnich badań nie zaobserwowano zmian w składzie gatunkowym zbiorowisk szuwarowych (tabela 2). W porównaniu z 2007 r. niewielki wzrost liczebności populacji odnotowano tylko w przypadku: *Bulboschoenus maritimus*, *Polygonum lapathifolium* i *Ranunculus sceleratus*.

Fitocenozy szuwarów wokół tego zbiornika budowało ogółem 38 gatunków roślin. Skład gatunkowy fitocenozy budowanych przez rośliny zanurzone i o liściach pływających ulegał większym zmianom niż w zbiorniku Zapadlisko I. Ogółem w ciągu trzech sezonów stwierdzono tu występowanie 13 gatunków roślin naczyniowych i *Chara* sp. Dziesięć z nich i ramienice notowano w zbiorniku podczas całego okresu badań. Znaczący wzrost liczebności w stosunku do 2007 r. stwierdzono w przypadku: *Batrachium circinatum*, *Najas marina* i *Potamogeton pusillus*. W sąsiedztwie zbiornika zaobserwowano występowanie ogółem 18 gatunków drzew.



Fot. 2. Widok na zbiornik Z II (fot. A. SZYMCZYK):

a — zachodnia część misy zbiornika, **b** — wschodnia część misy zbiornika

Phot. 2. View of the reservoir Z II (phot. A. SZYMCZYK):

a — the western part of the bowl reservoir, **b** — the eastern part of the bowl reservoir

Tabela 2. Liczebność populacji roślin w latach 2007—2009 (wg skali DAFOR, dominujący (5), obfity (4), częsty (3), sporadyczny (2), rzadki (1), pojedynczy) i szczątków karpologicznych w osadach zbiornika Z II

Table 2. Whole-reservoir DAFOR [dominant (5), abundant (4), frequent (3), occasional (2), rare (1), single] scores for plants recorded in 2007—2009 with information on their representation by macrofossils in the sediment reservoir Z II

Lp.	Gatunek	Ocena częstości występowania gatunków w obrębie misy zbiornika (skala DAFOR)			Szczątki karpologiczne (2009)		
		2007	2008	2009	całkowita liczba szczątków odnalezionych w próbach	procent prób, w których odnaleziono szczątki gatunku	procent szczątków w próbach strefy brzegowej
Siedliska limniczne — ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających							
1	<i>Chara</i> sp. (oospor)	3	3	3	949	52,9	49,3
2	<i>Batrachium</i> sp. (<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach)	1	2	2	1 056	73,5	80,5
3	<i>Ceratophyllum submersum</i> L.	3	3	3	16	29,4	31,5
4	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+	—	—	—
5	<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	—	—	—
	<i>Lemna trisulca</i> L.	+	+	+	—	—	—
6	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	0	+	+	—	—	—
7	<i>Najas marina</i> L.	1	2	2	24	29,4	0,0
8	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	1	1	1	49	52,9	67,4
9	<i>Potamogeton crispus</i> L. (endokarpy)	+	0	+	—	—	—
10	<i>Potamogeton natans</i> L. (endokarpy)	0	0	+	—	—	—
11	<i>Potamogeton pectinatus</i> L. (endokarpy)	2	2	2	205	79,4	56,1
12	<i>Potamogeton pusillus</i> L. (endokarpy)	2	3	3	275	79,4	70,6
13	<i>Zannichellia palustris</i> L.	0	+	+	—	—	—
Siedliska telmatyczne — rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów							
1	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	97	58,8	58,8
2	<i>Bidens tripartita</i> L.	+	+	+	—	—	—
3	<i>Bulboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	+	1	1	14	17,6	78,6
4	<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	6	14,7	16,7
5	<i>Carex bohemica</i> L.	+	+	+	—	—	—
6	<i>Carex flacca</i> Schreb	+	+	+	9	20,6	55,6
7	<i>Carex nigra</i> Reichard	+	+	+	—	—	—
8	<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	+	+	—	—	—
9	<i>Carex pseudocyperus</i> L.	+	+	+	—	—	—
10	<i>Carex vulpina</i> L.	+	+	+	5	8,8	60,0
	<i>Carex</i> sp.				8	17,7	12,5
	<i>Carex</i> sp. (pęcherzyki)		—		1	2,9	100,0
11	<i>Chenopodium rubrum</i> L.	+	+	+	3 119	67,7	78,5
12	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult	1	1	1	536	64,7	75,4
13	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	+	+	+	11	20,6	63,6
	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	+	+	+			
14	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+	+	2	5,9	50,0
15	<i>Galium uliginosum</i> L.	+	+	+	—	—	—
16	<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	+	+	+	8	8,8	37,5
17	<i>Juncus articulatus</i> L.	+	+	+			
	<i>Juncus effusus</i> L.	+	+	+	131	38,2	14,5
18	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	14	23,5	78,6
19	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	43	17,7	55,8
20	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+	+	5	11,8	20,0
21	<i>Mentha aquatica</i> L.	+	+	+			
	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Hudson	+	+	+	20	32,4	20,0
22	<i>Myosotis scorpioides</i> (L.) L.	+	+	+	—	—	—
23	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex. Steudel	5	5	5	129	64,7	41,1
24	<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	+	1	1	110	70,6	20,0
25	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	+	1	1	133	58,8	79,7
26	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	+	+	+	24	35,3	62,5
27	<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	+	+	+	—	—	—
28	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	+	—	—	—
29	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	+	+	+	685	79,4	84,2
30	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	+	+	5	2,9	100,0
31	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	—	—	—
32	<i>Sparganium erectum</i> L.	+	+	+	6	14,7	50,0
33	<i>Stellaria uliginosa</i> Murray	+	+	+	7	14,7	28,6
	<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	+			
34	<i>Typha latifolia</i> L.	2	2	2	3 409	97,1	36,5
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza pasem szuwarów, w obrębie misy zbiornika							
1	<i>Achillea millefolium</i> L.				4	11,8	50,0
2	<i>Cirsium</i> sp. (<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.)				10	26,5	70,0
3	<i>Plantago major</i> L.				423	52,9	20,6
4	<i>Plantago lanceolata</i> L.				1	2,9	0,0
5	<i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis stolonifera</i> L., <i>Alopecurus geniculatus</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Poa annua</i> L., <i>Poa palustris</i> L., <i>Poa pratensis</i> L.)				68	70,6	32,4
6	<i>Potentilla</i> sp. (<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.)				3	8,8	66,7
7	<i>Ranunculus</i> sp. (<i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L.)				76	47,1	36,8
8	<i>Rumex crispus</i> L.				25	17,7	84,0
9	<i>Silene</i> sp. (<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke)				19	20,6	47,4
10	<i>Solidago</i> sp. (<i>Solidago canadensis</i> L.)				25	35,3	32,0
11	<i>Sonchus</i> sp. (<i>Sonchus arvensis</i> L.)				6	8,8	83,3
12	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.				36	35,3	27,9
13	<i>Symphotrichum novi-belgii</i> (L.) G.L. Nesom				1	2,9	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w obrębie misy zbiornika: <i>Carex hirta</i> L., <i>Geranium palustre</i> L., <i>Melilotus albus</i> Medik., <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv., <i>Odontites vernus</i> (Bellardi) Dumort., <i>Pastinaca sativa</i> L., <i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre, <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Vicia sepium</i> L.							
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 50 m							
1	<i>Artemisia</i> sp. (<i>Artemisia vulgaris</i> L.)				3	8,8	0,0
2	<i>Cardamine</i> sp. (<i>Cardamine pratensis</i> L.)				1	2,9	0,0
3	<i>Centaurea stoebe</i> L.				1	2,9	100,0
4	<i>Crepis</i> sp. (<i>Crepis biennis</i> L.)				1	2,9	100,0
5	<i>Daucus carota</i> L.				1	2,9	0,0
6	<i>Echium vulgare</i> L.				2	2,9	0,0
7	<i>Galium</i> sp. (<i>Galium aparine</i> L., <i>Galium verum</i> L.)				3	5,9	66,7
8	<i>Geum</i> sp. (<i>Geum urbanum</i> L.)				1	2,9	0,0
9	<i>Matricaria chamomilla</i> L.				2	5,9	50,0
10	<i>Tanacetum vulgare</i> L.				4	11,8	25,0
11	<i>Urtica dioica</i> L.				2	5,6	0,0
12	<i>Valeriana officinalis</i> L.				1	2,9	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w odległości do 50 m od misy zbiornika: <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Ballota nigra</i> L., <i>Brassica napus</i> L., <i>Bellis perennis</i> L., <i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br., <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, <i>Chenopodium album</i> L., <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist, <i>Convolvulus arvensis</i> L., <i>Galeopsis tetrahit</i> L., <i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav, <i>Geranium pratense</i> L., <i>Geranium robertianum</i> L., <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Lathyrus tuberosus</i> L., <i>Leonurus cardiaca</i> L., <i>Medicago lupulina</i> L., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Oenothera biennis</i> L., <i>Papaver rhoeas</i> L., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Bromus arvensis</i> L., <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth, <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B., <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench, <i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.), <i>Rumex acetosella</i> L., <i>Saponaria officinalis</i> L., <i>Sonchus oleraceus</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg., <i>Trifolium pratense</i> L., <i>Verbascum thapsus</i> L.							
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 100 m							
1	<i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek.				2	2,9	100,0
2	<i>Centaurea scabiosa</i> L.				3	8,2	66,7
3	<i>Viola</i> sp. (<i>Viola arvensis</i> Murr., <i>Viola tricolor</i> L.)				2	5,9	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Agrimonia eupatoria</i> L., <i>Anthriscus sylvestris</i> L., <i>Anchusa officinalis</i> L., <i>Anthyllis vulneraria</i> L., <i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medic., <i>Cerastium arvense</i> L., <i>Cichorium intybus</i> L., <i>Euphorbia cyparissias</i> L., <i>Euphrasia stricta</i> J.P. Wolff ex. Lehmann, <i>Fumaria officinalis</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) J.M. Coult., <i>Lepidium ruderales</i> L., <i>Linaria vulgaris</i> Mill., <i>Melandrium rubrum</i> Garcke, <i>Oenothera rubricaulis</i> Kleb., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Festuca pratensis</i> Huds.), <i>Reseda lutea</i> L., <i>Scabiosa ochroleuca</i> L., <i>Senecio viscosus</i> L., <i>Senecio vulgaris</i> L., <i>Thlaspi arvense</i> L., <i>Trifolium arvense</i> L.							
Drzewa i krzewy							
1	<i>Betula pendula</i> Roth (owoce)				31	47,1	54,8
2	<i>Populus</i> sp. (<i>Populus nigra</i> L., <i>Populus tremula</i> L.)				2	5,9	50,0
3	<i>Salix</i> sp. (<i>Salix alba</i> L., <i>Salix caprea</i> L., <i>Salix fragilis</i> L., <i>Salix triandra</i> L.) (nasiona)				5	8,8	60,0
	<i>Salix</i> sp. (fragmenty owoców)				6	8,8	100,0
4	<i>Sambucus nigra</i> L.				1	2,9	0,0
Pozostałe drzewa i krzewy stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Acer pseudoplatanus</i> L., <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh., <i>Prunus serotina</i> Ehrh., <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Rosa canina</i> L., <i>Rubus</i> sp., <i>Solanum dulcamara</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.							

* Nieopisany w tabeli rodzaj makroszczątków oznacza nasiona lub owoce.

* Undescribed in the table type of macroremains means seeds or fruit.

Tabela 3. Liczebność populacji roślin w latach 2007—2009 (wg skali DAFOR, dominujący (5), obfity (4), częsty (3), sporadyczny (2), rzadki (1), pojedynczy) i szczątków karpologicznych w osadach zbiornika Z III

Table 3. Whole-reservoir DAFOR [dominant (5), abundant (4), frequent (3), occasional (2), rare (1), single] scores for plants recorded in 2007—2009 with information on their representation by macrofossils in the sediment reservoir Z III

Lp.	Gatunek	Ocena częstości występowania gatunków w obrębie misy zbiornika (skala DAFOR)			Szczątki karpologiczne (2009)		
		2007	2008	2009	całkowita liczba szczątków odnalezionych w próbach	procent prób, w których odnaleziono szczątki gatunku	procent szczątków w próbach strefy brzegowej
Siedliska limniczne — ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających							
1	<i>Chara</i> sp. (oospory)	1	+	1	545	26,9	6,4
2	<i>Batrachium</i> sp. (<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach)	+	+	+	5	11,5	100,0
3	<i>Ceratophyllum submersum</i> L.	3	4	4	46	69,2	41,3
4	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+	—	—	—
5	<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	1	3,9	100,0
	<i>Lemna trisulca</i> L.	+	1	1			
6	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	1	+	+	1	3,9	100,0
7	<i>Najas marina</i> L.	2	2	2	40	50,0	20,0
8	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	+	+	+	9	23,8	77,8
9	<i>Potamogeton crispus</i> L. (endokarpy)	+	0	+	—	—	—
10	<i>Potamogeton lucens</i> L. (endokarpy)	1	1	1	69	65,4	47,8
11	<i>Potamogeton pectinatus</i> L. (endokarpy)	2	2	2	16	34,6	56,3
12	<i>Potamogeton pusillus</i> L. (endokarpy)	1	1	1	5	15,4	40,0
Siedliska telmatyczne — rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów							
1	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	30	46,2	60,0
2	<i>Bidens tripartita</i> L.	+	+	+	2	7,7	100,0
3	<i>Bulboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	+	+	+	4	7,7	50,0
4	<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	6	23,1	50,0
5	<i>Carex flacca</i> Schreb	2	2	2	69	53,9	52,2
	<i>Carex flacca</i> (pęcherzyki)				14	15,4	57,1
6	<i>Carex nigra</i> Reichard	+	+	+	1	3,9	0,0
7	<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	+	+	3	7,7	100,0
8	<i>Carex vesicaria</i> L.	+	+	+	—	—	—
9	<i>Carex vulpina</i> L.	+	+	+	4	15,4	25,0
	<i>Carex vulpina</i> (pęcherzyki)				1	3,9	100,0
	<i>Carex</i> sp.				13	23,1	69,2
	<i>Carex</i> sp. (pęcherzyki)				5	7,7	100,0
10	<i>Chenopodium rubrum</i> L.	+	+	+	162	69,2	20,4
11	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult	+	+	+	45	46,2	11,1
12	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	+	+	+	18	23,1	11,1
	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.						
13	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+	+	6	11,5	16,7
14	<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	+	+	+	1	3,9	0,0
15	<i>Iris pseudacorus</i> L.	+	+	+	—	—	—
16	<i>Juncus articulatus</i> L.	+	+	+	2 807	76,9	13,9
	<i>Juncus effusus</i> L.						
17	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	3	11,5	66,7
18	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	—	—	—
19	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+	+	7	15,4	14,3
20	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Hudson	+	+	+	3	7,7	66,7
21	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex. Steudel	4	4	4	135	61,5	14,1
22	<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	+	+	+	71	69,2	45,1
23	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	+	+	+	303	53,9	21,5
24	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	0	+	+	3	7,7	0,0
25	<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	+	+	+	8	23,1	37,5
26	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	+	+	+	49	38,5	12,2
27	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	+	+	—	—	—
28	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	—	—	—
29	<i>Sparganium erectum</i> L.	+	+	+	10	26,9	20,0
30	<i>Stellaria uliginosa</i> Murray	+	+	+	62	38,5	9,7
31	<i>Typha angustifolia</i> L.	1	1	1	7 724	100,0	80,0
	<i>Typha latifolia</i> L.						
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza pasem szuwarów, w obrębie misy zbiornika							
1	<i>Achillea millefolium</i> L.				2	7,7	0,0
2	<i>Cirsium</i> sp. (<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.)				15	30,8	46,7
3	<i>Plantago major</i> L.				18	26,9	44,4
4	<i>Plantago lanceolata</i> L.				1	5,9	0,0
5	<i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis stolonifera</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Poa annua</i> L., <i>Poa palustris</i> L., <i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.)				35	61,5	28,6
6	<i>Ranunculus</i> sp. (<i>Ranunculus repens</i> L.)				91	57,7	15,4
7	<i>Rumex crispus</i> L.				30	30,8	16,7
8	<i>Silene</i> sp. (<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke)				56	38,5	10,7
9	<i>Solidago</i> sp. (<i>Solidago canadensis</i> L.)				5	15,4	0,0
10	<i>Sonchus arvensis</i> L.				1	3,9	0,0
11	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.				11	23,1	9,1
12	<i>Tanacetum vulgare</i> L.				4	11,5	25
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w obrębie misy zbiornika: <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Carex hirta</i> L., <i>Galeopsis tetrahit</i> L., <i>Galium aparine</i> L., <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv., <i>Pastinaca sativa</i> L., <i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre, <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch., <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Valeriana officinalis</i> L., <i>Vicia sepium</i> L.							
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 50 m							
1	<i>Medicago lupulina</i> L.				1	3,9	0,0
2	<i>Papaver</i> sp. (<i>Papaver rhoeas</i> L.)				1	3,9	0,0
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w odległości do 50 m od misy zbiornika: <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Ballota nigra</i> L., <i>Bellis perennis</i> L., <i>Cardamine pratensis</i> L., <i>Centaurea scabiosa</i> L., <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, <i>Chenopodium album</i> L., <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist, <i>Convolvulus arvensis</i> L., <i>Daucus carota</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Geum urbanum</i> L., <i>Heracleum sphondylium</i> L., <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) J.M. Coult., <i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Melandrium rubrum</i> Garcke, <i>Melilotus albus</i> Medik., <i>Oenothera biennis</i> L., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B., <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench, <i>Poa pratensis</i> L.), <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Saponaria officinalis</i> L., <i>Scabiosa ochroleuca</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Verbascum thapsus</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L.							
Siedliska terrestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 100 m							
1	<i>Viola</i> sp. (<i>Viola arvensis</i> Murr., <i>Viola tricolor</i> L.)				1	3,9	0,0
Pozostałe gatunki siedlisk terrestrycznych stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Poaceae</i> sp. (<i>Bromus arvensis</i> L.), <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Cichorium intybus</i> L., <i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop., <i>Crepis biennis</i> L., <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav, <i>Geranium palustre</i> L., <i>Lathyrus tuberosus</i> L., <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Rumex acetosella</i> L., <i>Rumex obtusifolius</i> L., <i>Symphyotrichum novi-belgii</i> (L.) G.L. Nesom, <i>Trifolium pratense</i> L.							
Drzewa i krzewy							
1	<i>Betula pendula</i> Roth (owoce)				13	30,8	30,7
2	<i>Populus</i> sp. (<i>Populus nigra</i> L., <i>Populus tremula</i> L.)				4	15,4	50,0
3	<i>Salix</i> sp. (<i>Salix alba</i> L., <i>Salix caprea</i> L., <i>Salix pentandra</i> L., <i>Salix triandra</i> L.) (nasiona)				1	3,9	0,0
4	<i>Sambucus nigra</i> L.				1	3,9	0,0
Pozostałe drzewa i krzewy stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Acer platanoides</i> L., <i>Acer pseudoplatanus</i> L., <i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Padus avium</i> Mill., <i>Rosa canina</i> L., <i>Rubus</i> sp., <i>Solanum dulcamara</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.							

* Nieopisany w tabeli rodzaj makroszczątków oznacza nasiona lub owoce.

* Undescribed in the table type of macroremains means seeds or fruit.

W 2009 r. w zbiorniku, w zachodniej, większej części misy, największą powierzchnię porastały zbiorowiska ze związku *Charion fragilis* KRAUSCH 1964 budowane przez ramienice. Znaczną powierzchnię zajmowały tu także zbiorowiska ze związku *Potamnion* KOCH 1926 em. OBERD. 1957 z *Potamogeton pectinatus*, *Batrachium circinatum*, *Najas marina* i *P. pusillus*. Przez pojedyncze osobniki reprezentowane były: *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. natans* i *Zannichellia palustris*. Wschodnia część misy zdominowana była przez fitocenozy *Ceratophyllum submersum* (fot. 21). Roślinność szuwarową (fot. 2) budował przede wszystkim szuwar trzcinowy *Phragmitetum australis* (GAMS, 1927) SCHMALE 1939. Mniejsze płyty roślinności w kompleksie zbiorowisk szuwarowych tworzył głównie szuwar pałkowy *Typhetum latifoliae* Soó 1927, a także zbiorowiska *Eleocharietum palustris* ŠENNIKOV 1919 i fitocenozy z dominacją *Bulboschoenus maritimus*, *Polygonum lapathifolium* lub *Ranunculus sceleratus*. Na skraju szuwarów rosły nielicznie między innymi: *Juncus effusus*, *Lythrum salicaria*, *Schoenoplectus tabernaemontani* i *Sparganium erectum*. Maksymalna szerokość pasa szuwarów wynosiła w tym zbiorniku ok. 20 m. W głębi niewielkich, okresowo przesychających zatoczek w obrębie szuwaru stwierdzono także niewielkie płyty zbiorowisk z klasy *Bidentetea tripartiti* R.Tx., LOHM. ET PRSG 1950, w których rosły między innymi: *Plantago major*, *P. lanceolata*, *Potentilla erecta* i *Stellaria media*. Drzewa w rejonie zbiornika reprezentowane były głównie przez wierzby *Salix fragilis* i *S. triandra* oraz osikę *Populus tremula* (tabela 2, fot. 2). Spośród krzewów najliczniej występowała *Salix caprea*. W południowo-zachodniej części misy zbiornika, na bardzo małym fragmencie jego brzegu, odnotowano także małe płyty zbiorowisk murawowych. Od północy pas szuwarów otaczający zbiornik graniczy z kośną łąką i nieużytkami porośniętymi przez *Solidago canadensis*. Gatunek ten zdominował też wąski pas siedlisk ruderalnych między pasem szuwarów a drogą polną przebiegającą od zachodu. W siedliskach tych oprócz *S. canadensis* liczne były: *Artemisia vulgaris*, *Galium aparine*, *G. verum*, *Daucus carota*, *Sonchus arvensis* i *Tanacetum vulgare*. Do drogi przylegają także pola uprawne obsadzone najczęściej kapustą, rzepakiem lub marchwią. Od wschodu misa zbiornika graniczy z nieużytkami porośniętymi w dużej części przez topolę osikę, wierzby i brzozę. W odległości ok. 80 m na południe od zbiornika rozciągają się siedliska ruderalne związane z hałdą skały płonej. Z najliczniej występujących tu gatunków należy wymienić: *Calamagrostis epigeios*, *Cardaminopsis arenosa*, *Chamerion angustifolium*, *Daucus carota* i *Echium vulgare*.

Zbiornik Zapadlisko III

Podobnie jak w Zapadlisku I i II, podczas prowadzenia badań skład gatunkowy zbiorowisk szuwarowych w tym zbiorniku ulegał jedynie niewielkim zmianom (tabela 3). W 2008 r. odnaleziono tu tylko nieobserwowaną w poprzednim sezonie *Rorippa palustris*. Nie zanotowano także istotnych zmian w liczebności gatunków budujących szuvary. Ogółem w trakcie badań stwierdzono tu wystę-

powanie 34 gatunków roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów. W składzie gatunkowym fitocenoz budowanych przez rośliny zanurzone i o liściach pływających w ciągu trzech analizowanych sezonów również nie zanotowano dużych zmian. Ogółem w trakcie badań stwierdzono tu występowanie 12 gatunków roślin naczyniowych i *Chara* sp. Jedenaście z nich i ramienice były odnajdywane w zbiorniku w trakcie wszystkich sezonów. Tylko *Potamogeton crispus* nie był obserwowany w 2008 r., mimo że w poprzednim i kolejnym sezonie odnajdywano jego pojedyncze osobniki. Znaczący wzrost liczebności w stosunku do 2007 r. zanotowano w przypadku *Ceratophyllum submersum* i *Lemna trisulca*. Spadek liczebności potwierdzono natomiast w przypadku *Myriophyllum spicatum*.

W sąsiedztwie zbiornika stwierdzono występowanie ogółem 15 gatunków drzew. W 2009 r. w zbiorniku największą powierzchnię zajmowały zbiorowiska budowane przez *Ceratophyllum submersum*. Miejscami towarzyszyły im niewielkie fitocenozy z dominacją *Najas marina*, *Potamogeton pectinatus* lub *P. lucens*. Istotny udział we florze zbiornika miały *Chara* sp. i *P. pusillus*, a przez pojedyncze osobniki reprezentowane były *Batrachium circinatum* i *Persicaria amphibia*. Roślinność szuwarowa zdominowana była przez wysokie szuvary z *Phragmites australis* i *Typha latifolia*. Znacznie mniejszą powierzchnię w kompleksie zbiorowisk szuwarowych zajmowały fitocenozy turzycowisk z *Carex flacca*. Do gatunków najczęściej spotykanych na obrzeżach szuwarów należały *Alisma plantago-aquatica* i *Ranunculus sceleratus*. Drzewa w rejonie zbiornika są nieliczne; w jego bezpośrednim sąsiedztwie reprezentowane były głównie przez niewielkie, maksymalnie wysokości ok. 7–8 m, wierzby *Salix alba*, *S. pentandra* i *S. triandra*. Dalej, dopiero w odległości większej niż 20 m od misy zbiornika, rosły *Betula pendula* i *Populus tremula*. Wśród krzewów dominowała *Salix caprea*. Dość liczne w pobliżu zbiornika były również krzewy *Rubus* sp. Tylko w południowo-zachodniej części misy zbiornika, na niewielkim, pozbawionym wyższej roślinności i odwiedzanym przez ludzi fragmencie brzegu o powierzchni kilku metrów kwadratowych, niewielkie powierzchnie zajmowały zbiorowiska murawowe. Spośród stwierdzonych w tym miejscu gatunków dość liczne były: *Plantago major*, *P. lanceolata*, *Ranunculus repens* i *Tussilago farfara*. Zbiornik otoczony jest ze wszystkich stron nieużytkami. Większość z nich porośnięta jest przede wszystkim przez *Solidago canadensis*. Tylko w sąsiadującym od zachodu z misą zbiornika wilgotniejszym fragmencie porzuconych pól uprawnych rozwinęły się fitocenozy bogatsze w gatunki. Znaczny udział w nich miały różne gatunki: ostrożeń *Cirsium*, przytuli *Galium*, bodziszek *Geranium* oraz *Valeriana officinalis* i *Pastinaca sativa*. W niewielkiej odległości od misy zbiornika (ok. 50 m) rozciągają się także pola uprawne obsiewane głównie rzepakiem i zbożami, a rzadziej obsadzone kapustą. Z pasem szuwarów sąsiadują także siedliska ruderalne (fot. 3) związane z przebiegającą w sąsiedztwie misy drogą gruntową. Spośród najliczniej występujących w nich gatunków należy wymienić: *Daucus carota*, *Plantago major*, *Ranunculus repens* i *Sonchus arvensis*.

Tabela 4. Liczebność populacji roślin w latach 2007—2009 (wg skali DAFOR, dominujący (5), obfity (4), częsty (3), sporadyczny (2), rzadki (1), pojedynczy) i szczątków karpologicznych w osadach zbiornika Glinianka Piekary

Table 4. Whole-reservoir DAFOR [dominant (5), abundant (4), frequent (3), occasional (2), rare (1), single] scores for plants recorded in 2007—2009 with information on their representation by macrofossils in the sediment reservoir Glinianka Piekary

Lp.	Gatunek	Ocena częstości występowania gatunków w obrębie misy zbiornika (skala DAFOR)			Szczątki karpologiczne (2009)		
		2007	2008	2009	całkowita liczba szczątków odnalezionych w próbach	procent prób, w których odnaleziono szczątki gatunku	procent szczątków w próbach strefy brzegowej
Siedliska limniczne — ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających							
1	<i>Chara</i> sp. (oospor)	1	1	1	20	14,8	15,0
2	<i>Batrachium</i> sp. (<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach)	+	+	1	5	7,4	100,0
3	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	2	2	2	2	3,7	100,0
4	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+	—	—	—
5	<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	—	—	—
	<i>Lemna trisulca</i> L.	+	+	+			
6	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	3	3	3	46	31,5	43,9
7	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm	1	1	2	41	31,5	87,8
8	<i>Nymphaea alba</i> L.	+	+	+	2	1,9	100,0
9	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	+	+	+	3	5,6	100,0
10	<i>Potamogeton crispus</i> L. (endokarpy)	2	3	3	95	13,0	8,4
11	<i>Potamogeton lucens</i> L. (endokarpy)	2	2	2	83	27,8	60,2
12	<i>Potamogeton natans</i> L. (endokarpy)	+	+	+	1	1,9	100,0
13	<i>Potamogeton pusillus</i> L. (endokarpy)	+	+	+	—	—	—
Siedliska telmatyczne — rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów							
1	<i>Acorus calamus</i> L.	1	1	1	—	—	—
2	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	2	3,7	50,0
3	<i>Bidens tripartita</i> L.	+	+	+	4	5,6	75,0
4	<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	—	—	—
5	<i>Carex flacca</i> Schreb	+	+	+	—	—	—
6	<i>Carex nigra</i> Reichard	+	+	+	—	—	—
7	<i>Carex pseudocyperus</i> (pęcherzyki)	+	+	+	1	1,9	0,0
8	<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	+	+	1	1,9	100,0
9	<i>Carex vesicaria</i> L.	+	+	+	—	—	—
10	<i>Carex vulpina</i> L.	+	+	+	2	3,7	50,0
11	<i>Chenopodium rubrum</i> L.	+	+	+	16	11,1	75,0
12	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult	+	+	1	15	9,3	72,7
	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	+	+	+			
13	<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+	+	51	29,6	49,0
	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	+	+	+			
14	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+	+	44	14,8	77,3
15	<i>Galium uliginosum</i> L.	0	+	+	—	—	—
16	<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	+	1	1	7	7,4	71,4
17	<i>Iris pseudacorus</i> L.	+	+	+	—	—	—
	<i>Juncus articulatus</i> L.	+	+	+			
18	<i>Juncus effusus</i> L.	+	+	+	136	22,2	8,1
	<i>Juncus inflexus</i> L.	+	+	+			
19	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	1	1,9	100,0
20	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	4	5,6	75,0
21	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+	+	7	5,6	100,0
22	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Hudson	+	+	+	3	5,6	66,7
23	<i>Myosotis scorpioides</i> (L.) L.	+	+	+	—	—	—
24	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex. Steudel	2	2	2	517	53,7	68,3
25	<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	+	+	+	2	3,7	50,0
26	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	+	+	+	1	1,9	100,0
27	<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	+	+	+	—	—	—
28	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	+	—	—	—
29	<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	+	+	+	—	—	—
30	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	+	+	—	—	—
31	<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	0	0	+	—	—	—
32	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	3	5,6	100,0
33	<i>Sparganium emersum</i> L.	+	+	+	—	—	—
34	<i>Sparganium erectum</i> L. em. Rchb.	+	+	+	5	5,6	100,0
35	<i>Stellaria uliginosa</i> Murray	1	1	1	36	13,0	16,7
36	<i>Typha latifolia</i> L.	3	3	3			
	<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	+	231	40,7	56,3
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza pasem szuwarów, w obrębie misy zbiornika							
1	<i>Achillea millefolium</i> L.				11	9,3	63,6
2	<i>Carex hirta</i> L.				1	1,9	100,0
3	<i>Cirsium</i> sp. (<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.)				135	18,5	95,6
4	<i>Daucus carota</i> L.				11	5,6	18,2
5	<i>Hieracium pilosella</i> L.				34	3,7	5,8
6	<i>Leontodon autumnalis</i> L.				1	1,9	0,00
7	<i>Melilotus</i> sp. (<i>Melilotus albus</i> Medik.)				42	9,3	9,5
8	<i>Plantago lanceolata</i> L.				12	3,7	8,3
9	<i>Plantago major</i> L.				5	5,6	0,0
	<i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis stolonifera</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Alopecurus geniculatus</i> L.,						
10	<i>Bromus arvensis</i> L., <i>Deschampsia flexuosa</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Poa annua</i> L., <i>Poa palustris</i> L.)				160	42,6	52,5
11	<i>Ranunculus</i> sp. (<i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L.)				4	5,6	50,0
12	<i>Rumex crispus</i> L.				58	14,8	94,8
13	<i>Solidago</i> sp. (<i>Solidago canadensis</i> L.)				66	20,4	81,2
14	<i>Sonchus</i> sp. (<i>Sonchus arvensis</i> L.)				5	5,6	60,0
15	<i>Trifolium</i> sp. (<i>Trifolium pratense</i> L., <i>Trifolium repens</i> L.,)				42	18,5	38,1
16	<i>Tussilago farfara</i> L.				1	1,9	0,00
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w obrębie misy zbiornika: <i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br., <i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medic., <i>Bellis perennis</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Geranium palustre</i> L., <i>Geranium robertianum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Lamium album</i> L., <i>Pastinaca sativa</i> L., <i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre, <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch., <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Pyrola minor</i> L., <i>Pyrola rotundifolia</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Stellaria media</i> (L.) Vill., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Valeriana officinalis</i> L., <i>Viola canina</i> L.							
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 50 m							
1	<i>Tanacetum vulgare</i> L.				7	5,6	100,0
2	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg				11	7,4	36,4
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w odległości do 50 m od misy zbiornika: <i>Ajuga reptans</i> L., <i>Angelica sylvestris</i> L., <i>Anthriscus sylvestris</i> L., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Carex brizoides</i> L., <i>Cerastium holosteoides</i> Fr. em. Hyl., <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, <i>Chenopodium album</i> L., <i>Crepis biennis</i> L., <i>Euphrasia stricta</i> J.P. Wolff ex. Lehmann, <i>Geum urbanum</i> L., <i>Geum rivale</i> L., <i>Humulus lupulus</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) J.M. Coult., <i>Melampyrum pratense</i> L., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth, <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert, <i>Poa pratensis</i> L.), <i>Scabiosa ochroleuca</i> L., <i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia sepium</i> L., <i>Viola tricolor</i> L.							
Siedliska terestryczne — rośliny zielne reprezentowane w zespołach makroszczątków stwierdzone poza misą zbiornika, w odległości do 100 m							
1	<i>Artemisia</i> sp. (<i>Artemisia vulgaris</i> L.)				1	1,9	100,0
Pozostałe gatunki siedlisk terestrycznych stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Aegopodium podagraria</i> L. <i>Campanula patula</i> L., <i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek., <i>Centaurea scabiosa</i> L., <i>Cerastium arvense</i> L., <i>Cichorium intybus</i> L., <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist, <i>Convolvulus arvensis</i> L., <i>Echium vulgare</i> L., <i>Euphorbia cyparissias</i> L., <i>Galeopsis tetrahit</i> L., <i>Hypochoeris radicata</i> L., <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Medicago lupulina</i> L., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Oenothera biennis</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Poaceae</i> sp. (<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B.), <i>Rumex acetosella</i> L., <i>Rumex obtusifolius</i> L., <i>Sonchus oleraceus</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Trifolium arvense</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L.							
Drzewa i krzewy							
1	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.				1	1,9	100,0
2	<i>Betula pendula</i> Roth (owoce)				952	79,6	70,2
	<i>Betula pendula</i> (łuski owocowe)				163	44,4	79,1
3	<i>Pinus sylvestris</i> L.				1	1,9	100,0
4	<i>Populus</i> sp. (<i>Populus nigra</i> L., <i>Populus tremula</i> L.)				3	5,6	100,0
5	<i>Rubus</i> sp.				4	7,4	75,0
6	<i>Salix</i> sp. (<i>Salix alba</i> L., <i>Salix caprea</i> L., <i>Salix fragilis</i> L., <i>Salix pentandra</i> L., <i>Salix triandra</i> L.) (nasiona)				17	14,8	76,5
7	<i>Sambucus nigra</i> L.				2	3,7	100,0
Pozostałe drzewa i krzewy stwierdzone w odległości do 100 m od misy zbiornika: <i>Acer platanoides</i> L., <i>Acer pseudoplatanus</i> L., <i>Aesculus hippocastanum</i> L., <i>Cornus alba</i> L., <i>Crataegus monogyna</i> Jacq., <i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh., <i>Picea abies</i> (L.) H. Karst, <i>Prunus serotina</i> Ehrh., <i>Pyrus communis</i> L., <i>Rhamnus cathartica</i> L., <i>Rosa canina</i> L., <i>Sambucus racemosa</i> L., <i>Solanum dulcamara</i> L., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Quercus robur</i> L., <i>Quercus rubra</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.							

* Nieopisany w tabeli rodzaj makroszczątków oznacza nasiona lub owoce.

* Undescribed in the table type of macroremains means seeds or fruit.



Fot. 3. Widok na zbiornik Z III (fot. A. SZYMCZYK):

a — zachodnia część misy zbiornika, **b** — wschodnia część misy zbiornika

Phot. 3. View of the reservoir Z III (phot. A. SZYMCZYK):

a — the western part of the bowl reservoir, **b** — the eastern part of the bowl reservoir

Zbiornik Glinianka Piekary

Skład gatunkowy zbiorowisk szuwarowych także w tym zbiorniku w ciągu trzyletnich badań ulegał tylko nieznacznym zmianom (tabela 4). W latach 2008 i 2009 odnaleziono tu nieobserwowane w poprzednim sezonie *Galium uliginosum*, a w 2009 r. — nienotowaną wcześniej *Scrophularia umbrosa*. Niewielki wzrost liczebności populacji w stosunku do 2007 r. zaobserwowano tylko w przypadku *Eleocharis palustris* i *Glyceria maxima*. Ogółem w trakcie badań odnaleziono tu 41 gatunków roślin szuwarowych i związanych z pasem

szuwarów. Skład gatunkowy fitocenozy budowanych przez rośliny zanurzone i o liściach pływających nie zmieniał się przez cały okres badań. Każdy ze stwierdzonych w 2007 r. gatunków odnajdywano także w następnych sezonach. Ogółem w trakcie badań stwierdzono w tym zbiorniku występowanie 13 gatunków roślin naczyniowych i *Chara* sp. Znaczący wzrost liczebności w stosunku do 2007 r. zanotowano w przypadku *Batrachium circinatum*, *Nuphar lutea* i *Potamogeton crispus*. W sąsiedztwie zbiornika stwierdzono także występowanie ogółem 30 gatunków drzew.



Fot. 4. Widok na zbiornik Glinianka Piekary (fot. A. SZYM CZYK):

a — wschodnia część misy zbiornika, **b** — zachodnia część misy zbiornika

Phot. 4. View of the reservoir Glinianka Piekary (phot. A. SZYM CZYK):

a — the eastern part of the bowl reservoir, **b** — the western part of the bowl reservoir

W 2009 r. w zbiorniku największą powierzchnię zajmowały płaty zbiorowisk ze związku *Potamnion* KOCH 1926 em. OBERD. 1957 z dominacją *Potamogeton crispus* lub *Myriophyllum spicatum*. Znaczną powierzchnię, przede wszystkim w zachodniej, płytszej części zbiornika, zajmowały także zbiorowiska ze związku *Nymphaeion* OBERD. 1953, głównie z dominacją *Nuphar luteum* (fot. 4b) i fitocenozy z dominacją *Potamogeton lucens* lub *Ceratophyllum demersum*. Niewielkie płaty roślinności tworzyły również ramienice *Chara* sp. Pozostałe gatunki roślin zanurzonych i o liściach pływających tworzyły tylko małe skupienia lub reprezentowane były przez pojedyncze osobniki. Z uwagi na duże nachylenie stoków misy roślinność szuwarowa jest tu słabo rozwinięta i wzdłuż większej części brzegu zbiornika tworzy tylko wąski, porożrywany pas roślinności (fot. 4a). Zwarte płaty szuwarów, których maksymalna szerokość wynosi ok. 15 m, wykształciły się tylko w zachodniej, płytszej części misy zbiornika. Budowane były głównie przez *Typha latifolia* i *Phragmites australis*. Mniejsze, ale liczne i rozproszone kępy szuwaru wzdłuż całego brzegu zbiornika budował *Acorus calamus*. W trzech miejscach odnotowano także znacznej wielkości płaty szuwaru mannowego *Glycerietum maximae* HUECK 1931. Pozostałe gatunki szuwarowe, takie jak turzycy *Carex* i *Eleocharis palustris*, tworzyły tylko niewielkie skupienia. Gatunki towarzyszące szuwarom reprezentowane były przez nieraz dość liczne, ale zawsze rozproszone w obrębie szuwarów pojedyncze osobniki. Wyjątek stanowiła jedynie tworząca miejscami niewielkie płaty *Stellaria uliginosa*. Misa zbiornika otoczona jest wielogatunkowymi lasami, w których najliczniej reprezentowane są: *Betula pendula*, *Populus tremula* i *Pinus sylvestris*. Spośród stosunkowo licznie reprezentowanych gatunków na uwagę zasługuje jeszcze *Alnus glutinosa*, której większość osobników koncentrowała się w południowo-zachodniej części misy zbiornika. Ukształtowanie misy, a przede wszystkim duże nachylenie brzegów sprawia, że wiele drzew rośnie tu nad samym brzegiem, zwieszając koronę nad taflą wody. Spośród krzewów najliczniej reprezentowane były tu *Sambucus nigra*, *Rubus* sp. oraz różne gatunki *Salix*. W obrębie misy zbiornika, głównie zaś w jej południowej części, na ścieżce, nachylonych stokach oraz odwiedzanych przez ludzi fragmentach brzegu rozwinęła się roślinność murawowa. W fitocenozach tych oprócz traw stwierdzono między innymi: *Leontodon autumnalis*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense* i *T. repens*. Na północnym brzegu zbiornika, w nasłonecznionych, odsłoniętych miejscach, funkcjonują niewielkie płaty ciepłolubnych muraw z *Hieracium pilosella*. Natomiast w odległości ok. 20 m na północny zachód od zbiornika znajdują się siedliska ruderalne, zajmujące niewielki obszar przylegający bezpośrednio do terenu funkcjonującego tu zakładu. Spośród najliczniej występujących w nich gatunków należy wymienić takie, jak: *Calamagrostis epigeios*, *Solidago canadensis* i *Artemisia vulgaris*.

Zasięg płatów roślin szuwarowych w poszczególnych zbiornikach i stopień pokrycia powierzchni przez gatunki wodne prezentują schem. 1—12. Na schematach zaznaczono również rozmieszczenie drzew i krzewów w najbliższym sąsiedztwie zbiorników.

4.2. Zespoły szczątków karpologicznych

Zbiornik Zapadlisko I

Ogółem w próbach osadów pochodzących z tego zbiornika zidentyfikowano 13 784 szczątki karpologiczne roślin naczyniowych reprezentujących 66 taksonów oraz 1 960 oospor *Chara* sp. (fot. 5). Więcej makroszczątków zawierały próby osadów pobrane w pobliżu brzegu (tabela 6 i 13). W próbach tych odnaleziono 64,2% ogółu diaspor reprezentujących 95,5% wszystkich oznaczonych w makroszczątkach roślin. Jednocześnie w makroszczątkach pochodzących z prób brzegowych oznaczono 39,2% ogółu gatunków roślin współcześnie występujących w zbiorniku i jego bezpośrednim sąsiedztwie. Rozmieszczenie i liczebność diaspor wybranych gatunków w poszczególnych próbach przedstawiają schem. 1—3.

Szczątki karpologiczne roślin związanych z pasem szuwarów odnaleziono w 97,1% prób, z czego większość (61,3%) w próbach zlokalizowanych w pobliżu brzegu (tabela 13). Ogółem zidentyfikowano w tej grupie 45 taksonów, co stanowi reprezentację 60% gatunków budujących współczesne szuwały. Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego fitocenozy współczesnej roślinności szuwarowej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,75 (tabela 5). Wśród diaspor gatunków szuwarowych dominowały (67,9%) owoce rodzaju *Typha*, których odnaleziono aż 8 042. Licznie reprezentowane były także nasiona i owoce takich gatunków, jak: *Chenopodium rubrum* (18%), *Alisma plantago-aquatica* (3%), *Phragmites australis* (2,5%) i *Eleocharis palustris* (2,4%).

Diaspory roślin zanurzonych i o liściach pływających występowały w 94,4% prób, z czego większość (62,6%) w próbach zlokalizowanych poza strefą brzegową. Ogółem zidentyfikowano szczątki karpologiczne 9 gatunków roślin naczyniowych i oospory *Chara* sp. (tabela 1). Reprezentują one 66,7% rosnących współcześnie w zbiorniku gatunków roślin wodnych (tabela 5). Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego fitocenozy współczesnej roślinności wodnej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,80 (tabela 5). Wśród makroszczątków zdecydowanie dominowały oospory *Chara* sp. (tabela 1). Odnaleziono je w 72,2% prób rozproszonych po całym zbiorniku, jednak ich wyraźna koncentracja miała miejsce w próbach zlokalizowanych w sąsiedztwie płatów macierzystej roślinności. Spośród szczątków karpologicznych roślin naczyniowych najliczniejsze były rozłupki *Myriophyllum spicatum*, które wystąpiły w 52,8% prób. Mniej liczne były orzeszki *Najas marina* odnalezione w 38,9% prób i niełupki *Batrachium* sp. stwierdzone w 41,7% prób.

Szczątki karpologiczne drzew i krzewów zaobserwowano w 80,6% prób, z czego większość (64,9%) w próbach brzegowych. Zidentyfikowano wśród nich tylko 4 gatunki, które reprezentują 28,6% współcześnie występujących taksonów tej grupy roślin (tabela 5). Współczynnik podobieństwa obliczony dla współczesnej reprezentacji drzew i krzewów i ich reprezentacji w zespołach

Tabela 5. Reprezentacja w zespołach makroszczątków i współczynnik podobieństwa Sørensen dla grup ekologicznych roślin w zbiorniku Z I

Table 5. Representation in macrofossil assemblages and Sørensen similarity index for ecological groups of plants in the reservoir Z I

Grupa ekologiczna	Współcześnie występujące gatunki reprezentowane w zespołach makroszczątków [%]	Współczynnik podobieństwa Sørensen dla współcześnie występujących gatunków i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	66,7	0,80
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	60,0	0,75
Drzewa i krzewy	28,6	0,44
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w misie zbiornika	55,6	0,71
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 50 m od misy zbiornika	12,0	0,21
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 100 m od misy zbiornika	10,3	0,19
Rośliny siedlisk terestrycznych ogółem	28,9	0,45
Wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika z wyłączeniem drzew i krzewów	66,3	0,80
Ogółem wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika i w promieniu 100 m od niej	43,5	0,61

makroszczątków wynosi 0,44. Wśród szczątków drzew i krzewów zdecydowanie dominowały owoce *Betula pendula* (81,1%), obecne w 72,2% prób. Diaspory roślin siedlisk terestrycznych odnaleziono w 97,2% prób, przy czym większość (61,3%) w próbach pobranych w strefie brzegowej. Ogółem zidentyfikowano w tej grupie 27 taksonów, co stanowi reprezentację 28,9% gatunków tych roślin występujących w odległości do 100 m od zbiornika (tabela 5). Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego współcześnie występujących w sąsiedztwie zbiornika roślin siedlisk terestrycznych i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,45. Wśród diaspor tej grupy gatunków dominowały nasiona *Solidago canadensis*, które stanowiły 63,9% reprezentacji całej grupy. Liczne były także ziarniaki *Poaceae* (11,2%). Największą reprezentację w zespołach makroszczątków miała grupa roślin rosnąca najbliżej lustra wody w obrębie misy zbiornika (55,6%). Odsetek roślin siedlisk terestrycznych reprezentowanych w makroszczątkach malał wraz ze wzrostem odległości roślin macierzystych od zbiornika i wynosił tylko 10% w przypadku grupy roślin rosnących w odległości od 50 m do 100 m (tabela 5). W najbardziej zróżnicowanej pod względem reprezentacji makroszczątków pojedynczej próbie osadów pochodzących z tego zbiornika udało się odnaleźć szczątki karpologiczne ogółem 30 gatunków roślin, co stanowi reprezentację zaledwie 10,5% współcześnie

występujących w zbiorniku i jego okolicy taksonów. Grupę roślin najlepiej reprezentowaną (37,8%) w makroszczątkach odzyskanych z pojedynczej próby stanowiły gatunki związane z pasem szuwarów (tabela 6).

Tabela 6. Reprezentacja grup ekologicznych roślin w zespołach makroszczątków pojedynczych najbardziej zróżnicowanych gatunkowo prób w zbiorniku Z I

Table 6. Representation of ecological groups of plants in macrofossil assemblages in single most diverse species samples in the reservoir Z I

Grupa ekologiczna	Maksymalna liczba gatunków w 1 próbie	Maksymalny odsetek gatunków reprezentowany w 1 próbie [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie brzegowej [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie toni [%]	
		A	B	A	B	A	B
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	5	35,7	33,3	35,7	33,3	35,7	33,3
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	17	42,5	37,8	42,5	37,8	35,0	31,1
Drzewa i krzewy	3	30,0	21,4	30,0	21,4	20,0	14,3
Rośliny siedlisk terestrycznych	9	13,4	10,0	13,4	10,0	13,4	10,0
Ogółem dla wszystkich gatunków	30	22,9	10,5	22,9	10,5	20,6	17,5

A — w stosunku do liczby gatunków możliwych do łatwego oznaczenia na podstawie szczątków karpologicznych, **B** — w stosunku do całkowitej liczby gatunków.

A — in relation to the number of species easy to indicate on the grounds of the carpological remains, **B** — in relation to the total number of species.

Zbiornik Zapadlisko II

W pobranych z tego zbiornika osadach zidentyfikowano ogółem 10 935 szczątków karpologicznych roślin naczyniowych reprezentujących 62 taksony oraz 949 oospor *Chara* sp. (fot. 5). Więcej makroszczątków zawierały próby osadów pobrane w pobliżu brzegu (tabela 13). W próbach tych odnaleziono 63,4% ogółu diaspor, wśród których swoją reprezentację miało 85,7% spośród wszystkich oznaczonych w makroszczątkach roślin. Jednocześnie w makroszczątkach pochodzących z prób brzegowych oznaczono 35,8% ogółu gatunków roślin współcześnie występujących w zbiorniku i jego bezpośrednim sąsiedztwie. Rozmieszczenie i liczebność diaspor wybranych gatunków w poszczególnych próbach przedstawiają schem. 4—6.

Szczątki karpologiczne roślin budujących szuwały odnaleziono we wszystkich analizowanych próbach. Większość tych szczątków (58,9%) zawierały próby zlokalizowane w strefie brzegowej (tabela 13). Ogółem w makroszczątkach grupy roślin szuwarowych zidentyfikowano 34 taksony, które stanowią

reprezentację 63,2% gatunków budujących współczesne szuwały. Współczynnik podobieństwa składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności szuwarowej i jej reprezentacji w zespołach makroszczałków wynosi tu 0,77. Wśród diaspor gatunków szuwarowych dominowały nasiona rodzaju *Typha* sp. (39,9%). Odnaleziono je w 97,1% prób. Do gatunków licznie reprezentowanych należały także: *Chenopodium rubrum*, *Schoenoplectus tabernaemontani* i *Eleocharis palustris* (tabela 2).

Diaspory roślin zanurzonych i o liściach pływających występowały w 97,1% prób. Większość z nich (64,7%) odnaleziona została w próbach brzegowych. Ogółem w zbiorniku zidentyfikowano szczątki karpologiczne 6 gatunków roślin naczyniowych i oospory *Chara* sp. Reprezentują one 50,5% rosnących współcześnie w zbiorniku gatunków roślin wodnych (tabela 7). Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności wodnej i jej reprezentacji w zespołach makroszczałków wynosi 0,67. Wśród szczątków karpologicznych zdecydowanie dominowały owoce *Batrachium* sp., które stwierdzono w 73,5% prób rozproszonych po całym zbiorniku. Mniej liczne były endokarpy *Potamogeton pectinatus* i *P. pusillus* obecne w obu przypadkach w 79% prób (tabela 2).

Tabela 7. Reprezentacja w zespołach makroszczałków i współczynnik podobieństwa Sørensen dla grup ekologicznych roślin w zbiorniku Z II

Table 7. Representation in macrofossil assemblages and Sørensen similarity index for ecological groups of plants in the reservoir Z II

Grupa ekologiczna	Współcześnie występujące gatunki reprezentowane w zespołach makroszczałków [%]	Współczynnik podobieństwa Sørensen dla współcześnie występujących gatunków i ich reprezentacji w zespołach makroszczałków
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	50,5	0,67
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	63,2	0,77
Drzewa i krzewy	22,2	0,36
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w misie zbiornika	40,6	0,58
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 50 m od misy zbiornika	25,5	0,41
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 100 m od misy zbiornika	11,1	0,20
Rośliny siedlisk terestrycznych ogółem	26,4	0,42
Wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika z wyłączeniem drzew i krzewów	52,4	0,69
Ogółem wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika i w promieniu 100 m od niej	30,1	0,46

Szczątki karpologiczne drzew i krzewów stwierdzono w 31,3% prób, przy czym większość z nich (60%) znajdowała się w próbach strefy brzegowej. Zidentyfikowano wśród nich tylko 4 taksony, które reprezentują 22,2% współcześnie występujących gatunków tej grupy roślin (tabela 7). Współczynnik podobieństwa obliczony dla współczesnej reprezentacji drzew i krzewów i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,36. Wśród szczątków drzew i krzewów przeważały owoce *Betula pendula*, które odnaleziono w 47,1% prób. Znacznie mniej liczna była reprezentacja *Salix*. Ich nasiona i fragmenty owoców stanowiły ogółem 24,4% wszystkich oznaczonych diaspór drzew i krzewów.

Diaspory roślin związanych z siedliskami terestrycznymi odnaleziono w 82,2% prób, przy czym większość (70,1%) w próbach pobranych w strefie toni zbiornika. Ogółem zidentyfikowano w tej grupie 28 taksonów, co stanowi reprezentację 26,4% gatunków występujących w odległości do 100 m od zbiornika (tabela 7). Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego współcześnie występujących w sąsiedztwie zbiornika roślin siedlisk terestrycznych i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wyniósł tu 0,42. Wśród diaspór tej grupy gatunków dominowały (58,1%) nasiona *Plantago major*, które odnaleziono w 52,9% prób. Dość duży udział w zespołach szczątków roślin terestrycznych miały także owoce należące do *Ranunculus* sp. (10,4%) i ziarniaki *Poaceae* (9,3%). Największą reprezentację w zespołach makro-

Tabela 8. Reprezentacja grup ekologicznych roślin w zespołach makroszczątków pojedynczych najbardziej zróżnicowanych gatunkowo prób w zbiorniku Z II

Table 8. Representation of ecological groups of plants in macrofossil assemblages in single most diverse species samples in the reservoir Z II

Grupa ekologiczna	Maksymalna liczba gatunków w 1 próbie	Maksymalny odsetek gatunków reprezentowany w 1 próbie [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie brzegowej [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie toni [%]	
		A	B	A	B	A	B
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	7	50,0	50,0	42,9	42,9	50,0	50,0
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiornikami szuwarów	17	50,0	44,7	44,1	39,5	50,0	44,7
Drzewa i krzewy	3	21,4	16,7	21,4	16,7	14,3	11,1
Rośliny siedlisk terestrycznych	12	14,8	11,3	14,8	11,3	12,3	9,4
Ogółem dla wszystkich gatunków	34	23,8	19,3	23,8	19,3	18,9	15,3

A — w stosunku do liczby gatunków możliwych do łatwego oznaczenia na podstawie szczątków karpologicznych, **B** — w stosunku do całkowitej liczby gatunków.

A — in relation to the number of species easy to indicate on the grounds of the carpological remains, **B** — in relation to the total number of species.

szczątków miała grupa gatunków rosnąca najbliżej lustra wody w obrębie misy zbiornika (40,6%). Podobnie jak w zbiorniku Zapadlisko I, odsetek roślin reprezentowanych w makroszczątkach malał wraz ze wzrostem odległości roślin macierzystych od zbiornika do zaledwie 11,1% w przypadku roślin rosnących w odległości od 50 m do 100 m od niego (tabela 7).

W pojedynczej próbie osadów z tego zbiornika udało się odnaleźć szczątki karpologiczne maksymalnie 34 gatunków roślin, co stanowi reprezentację 19,3% współcześnie występujących w zbiorniku i jego okolicy taksonów. Grupą roślin najlepiej reprezentowaną (50,0%) w makroszczątkach odzyskanych z pojedynczej próby, zlokalizowanej tu w centralnej części zbiornika, były gatunki związane z pasem szuwarów (tabela 8).

Zbiornik Zapadlisko III

W osadach tego zbiornika zidentyfikowano ogółem 12 052 szczątki karpologiczne roślin naczyniowych reprezentujących 54 taksony i 737 oospor *Chara* sp. (fot. 5). Więcej makroszczątków zawierały próby osadów pobrane w pobliżu brzegu (tabela 13). Odnaleziono w nich 52,4% ogółu diaspor, wśród których swoją reprezentację miało 78,2% spośród wszystkich oznaczonych w makroszczątkach roślin. Jednocześnie w makroszczątkach pochodzących z prób brzegowych swoją reprezentację miało 29,9% ogółu gatunków roślin współcześnie występujących w zbiorniku i jego bezpośrednim sąsiedztwie. Liczebność diaspor wybranych gatunków w poszczególnych próbach i ich rozmieszczenie prezentują schem. 7—9.

Szczątki karpologiczne roślin budujących szuwały obecne były we wszystkich analizowanych próbach. Większość szczątków tej grupy roślin (53,1%) zawierały próby zlokalizowane w strefie brzegowej (tabela 9). Jednak po wyłączeniu zdecydowanie dominujących w tej grupie owoców rodzaju *Typha*, których udział wynosił 66,8% i których aż 80% koncentrowało się w próbach brzegowych, okazało się, że większość (83,0%) pozostałej reprezentacji diaspor gatunków szuwarowych odnajdywana była w próbach toni. W makroszczątkach grupy roślin szuwarowych zidentyfikowano ogółem 26 taksonów, stanowiących reprezentację 78,8% współcześnie rosnących tu gatunków. Współczynnik podobieństwa składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności szuwarowej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosił 0,88 (tabela 9). Oprócz gatunków z rodzaju *Typha* sp., które wystąpiły we wszystkich próbach, licznie reprezentowane były także rodzaj *Juncus* obecny w 76,9% prób i owoce *Ranunculus sceleratus* stwierdzone w 53,9% prób (tabela 3).

Diaspory roślin zanurzonych i o liściach pływających odnaleziono we wszystkich próbach, a większość z nich (83,7%) zaobserwowano w próbach zlokalizowanych w centralnej części zbiornika. Ogółem zidentyfikowano tu szczątki karpologiczne 9 gatunków roślin naczyniowych i oospor *Chara* sp. Reprezentują one 76,9% gatunków roślin wodnych współcześnie występujących w zbiorniku. Współczynnik podobieństwa składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności wodnej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków

wynosi 0,87 (tabela 9). Wśród makroszczątków tej grupy roślin zdecydowanie dominowały oospory *Chara* (73,9%), obecne w 26,9% prób (tabela 3) skoncentrowanych w zachodniej części zbiornika, w pobliżu płatów roślin macierzystych (schem. 7). Spośród makroszczątków roślin naczyniowych najliczniej (9,4%) reprezentowane były endokarpy *Potamogeton lucens*, które odnaleziono w 65,4% prób. Nieco mniej liczne były owocki *Najas marina* (5,4%) i *Ceratophyllum submersum* (6,2%).

Szczątki karpologiczne drzew i krzewów stwierdzono w 46,2% prób, przy czym większość z nich (68,4%) znajdowała się w próbach strefy toni. W tej grupie makroszczątków zidentyfikowano tylko 4 taksony, które reprezentują 25,0% współcześnie występujących gatunków tej grupy roślin (tabela 9). Współczynnik podobieństwa obliczony dla współczesnego składu gatunkowego drzew i krzewów i jego reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,40. Wśród szczątków drzew i krzewów dominowały owoce *Betula pendula* obecne w 30,8% prób. Znacznie słabiej, bo tylko przez 4 nasiona, reprezentowany był rodzaj *Populus*. Natomiast dość liczne w sąsiedztwie zbiornika *Salix* reprezentowane były tylko przez jedno nasiono.

Diaspory roślin związanych z siedliskami terestrycznymi odnaleziono w 80,8% prób. Większość z nich (80,8%) pochodziła z prób pobranych w stre-

Tabela 9. Reprezentacja w zespołach makroszczątków i współczynnik podobieństwa Sørensen dla grup ekologicznych roślin w zbiorniku Z III

Table 9. Representation in macrofossil assemblages and Sørensen similarity index for ecological groups of plants in the reservoir Z III

Grupa ekologiczna	Współcześnie występujące gatunki reprezentowane w zespołach makroszczątków [%]	Współczynnik podobieństwa Sørensen dla współcześnie występujących gatunków i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	76,9	0,87
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	78,8	0,88
Drzewa i krzewy	25,0	0,40
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w misie zbiornika	41,4	0,59
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 50 m od misy zbiornika	5,3	0,10
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 100 m od misy zbiornika	6,7	0,13
Rośliny siedlisk terestrycznych ogółem	18,3	0,31
Wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika z wyłączeniem drzew i krzewów	64,0	0,78
Ogółem wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika i w promieniu 100 m od niej	38,2	0,55

fie toni zbiornika. Ogółem zidentyfikowano w tej grupie 15 taksonów, co stanowi reprezentację 18,3% gatunków występujących w odległości do 100 m od zbiornika. Współczynnik podobieństwa dla współczesnego składu gatunkowego grupy roślin siedlisk terestrycznych i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wyniósł 0,31 (tabela 9). Najliczniejsze (33,5%) wśród diaspor roślin terestrycznych były nasiona *Ranunculus* sp., które odnaleziono w 57,7% prób. Liczne w tej grupie były także nasiona *Silene* sp. Ich udział w zespołach szczątków roślin terestrycznych wynosił 20,6%. Znaczący udział miały tu także ziarniaki *Poaceae* (12,9%) i nasiona *Rumex crispus* (11,0%). Największą reprezentację w zespołach makroszczątków roślin terestrycznych miała, podobnie jak w pozostałych zbiornikach, grupa gatunków rosnących najbliżej lustra wody w obrębie misy zbiornika (41,4%). Dla roślin rosnących w odległości od 50 m do 100 m od zbiornika odsetek ten wynosił tylko 6,7% (tabela 9).

W pojedynczej próbie osadów z tego zbiornika odnaleziono szczątki karpologiczne maksymalnie 30 gatunków roślin, co stanowi reprezentację 20,8% współcześnie występujących w zbiorniku i jego okolicy taksonów. Grupą roślin najlepiej reprezentowaną (51,5%) w makroszczątkach odzyskanych z pojedynczej próby były gatunki związane z pasem szuwarów (tabela 10).

Tabela 10. Reprezentacja grup ekologicznych roślin w zespołach makroszczątków pojedynczych najbardziej zróżnicowanych gatunkowo prób w zbiorniku Z III

Table 10. Representation of ecological groups of plants in macrofossil assemblages in single most diverse species samples in the reservoir Z III

Grupa ekologiczna	Maksymalna liczba gatunków w 1 próbie	Maksymalny odsetek gatunków reprezentowany w 1 próbie [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie brzegowej [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie toni [%]	
		A	B	A	B	A	B
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	5	41,7	38,5	41,7	38,5	41,7	38,5
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	17	54,8	51,5	54,8	51,5	54,8	51,5
Drzewa i krzewy	3	25,0	18,8	8,3	6,3	25,0	18,8
Rośliny siedlisk terestrycznych	9	14,1	11,0	10,9	8,5	14,1	11,0
Ogółem dla wszystkich gatunków	30	25,2	20,8	25,2	20,8	23,5	19,4

A — w stosunku do liczby gatunków możliwych do łatwego oznaczenia na podstawie szczątków karpologicznych, **B** — w stosunku do całkowitej liczby gatunków.

A — in relation to the number of species easy to indicate on the grounds of the carpological remains, **B** — in relation to the total number of species.

Zbiornik Glinianka Piekary

W próbkach osadów tego zbiornika oznaczono ogółem 3 113 szczątków karpologicznych roślin naczyniowych reprezentujących 57 taksonów oraz 20 oospor *Chara* sp. (fot. 5). Więcej makroszczątków zawierały próby osadów pobrane w pobliżu brzegu (tabela 13). W próbach tych odnaleziono 62,2% ogółu diaspor, wśród których swoją reprezentację miało 93,1% spośród wszystkich oznaczonych w makroszczątkach roślin. Jednocześnie w makroszczątkach pochodzących z prób brzegowych oznaczono 28,7% ogółu gatunków roślin współcześnie występujących w zbiorniku i jego bezpośrednim sąsiedztwie. Rozmieszczenie i liczebność diaspor wybranych gatunków w poszczególnych próbach przedstawiają schem. 10—12.

Szczątki karpologiczne roślin budujących szuwały odnaleziono w 79,6% analizowanych prób. Większość szczątków (56,5%) zawierały próby zlokalizowane w strefie brzegowej. Ogółem w makroszczątkach grupy roślin szuwarowych oznaczono 22 taksony, które stanowią reprezentację 53,7% gatunków budujących współczesne szuwały. Współczynnik podobieństwa składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności szuwarowej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi tu 0,70 (tabela 11). Wśród diaspor gatunków szuwarowych przeważały ziarniaki *Phragmites australis* (47,6%), które

Tabela 11. Reprezentacja w zespołach makroszczątków i współczynnik podobieństwa Sørensen dla grup ekologicznych roślin w zbiorniku Glinianka Piekary

Table 11. Representation in macrofossil assemblages and Sørensen similarity index for ecological groups of plants in the reservoir Glinianka Piekary

Grupa ekologiczna	Współcześnie występujące gatunki reprezentowane w zespołach makroszczątków [%]	Współczynnik podobieństwa Sørensen dla współcześnie występujących gatunków i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	71,4	0,83
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	53,7	0,70
Drzewa i krzewy	23,3	0,38
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w misie zbiornika	31,4	0,48
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 50 m od misy zbiornika	8,0	0,15
Rośliny siedlisk terestrycznych występujące w odległości do 100 m od misy zbiornika	3,7	0,07
Rośliny siedlisk terestrycznych ogółem	18,4	0,31
Wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika z wyłączeniem drzew i krzewów	45,3	0,62
Ogółem wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika i w promieniu 100 m od niej	30,9	0,47

stwierdzono w 53,7% prób. Dość liczne w tej grupie były także owocki rodzaju *Typha* (21,3%) i nasiona *Juncus* (12,5%).

Diaspory roślin zanurzonych i o liściach pływających stwierdzono w 61,1% prób. Większość z nich (56,4%) odnaleziona została w próbach toni. Ogółem w osadach zidentyfikowano szczątki karpologiczne 9 gatunków roślin naczyniowych i oospory *Chara* sp. Reprezentują one 71,4% rosnących współcześnie w zbiorniku gatunków roślin wodnych. Współczynnik podobieństwa obliczony dla składu gatunkowego fitocenoz współczesnej roślinności wodnej i jej reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,83 (tabela 11). Wśród tej grupy makroszczątków najliczniejsze były endokarpy *Potamogeton crispus* (31,9%) i *P. lucens* (27,9%). Dość liczne były również owocki *Myriophyllum spicatum* (15,4%) i nasiona *Nuphar lutea* (13,8%). Nielicznie, bo tylko przez 2 nasiona, reprezentowany był *Ceratophyllum demersum* (tabela 4).

Szczątki karpologiczne drzew i krzewów zaobserwowano w 79,6% prób, przy czym większość z nich (71,7%) znajdowała się w próbach strefy brzegowej. Zidentyfikowano wśród nich 7 taksonów, które reprezentują 23,3% współcześnie występujących gatunków tej grupy roślin (tabela 11). Współczynnik podobieństwa obliczony dla współczesnej reprezentacji drzew i krzewów i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wynosi 0,38 (tabela 11). Wśród szczątków drzew i krzewów zdecydowanie dominowały owoce *Betula pendula* (80,9%),

Tabela 12. Reprezentacja grup ekologicznych roślin w zespołach makroszczątków pojedynczych najbardziej zróżnicowanych gatunkowo prób w zbiorniku Glinianka Piekary

Table 12. Representation of ecological groups of plants in macrofossil assemblages in single most diverse species samples in the reservoir Glinianka Piekary

Grupa ekologiczna	Maksymalna liczba gatunków w 1 próbie	Maksymalny odsetek gatunków reprezentowany w 1 próbie [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie brzegowej [%]		Maksymalny odsetek gatunków reprezentowanych w pojedynczej próbie zlokalizowanej w strefie toni [%]	
		A	B	A	B	A	B
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	7	53,8	50,0	53,8	50,0	30,8	28,6
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	10	27,8	24,4	27,8	24,4	25,0	22,0
Drzewa i krzewy	4	16,0	13,3	16,0	13,3	8,0	6,7
Rośliny siedlisk terestrycznych	9	11,5	8,7	11,5	8,7	11,5	8,7
Ogółem dla wszystkich gatunków	28	18,4	14,9	18,4	14,9	13,8	11,2

A — w stosunku do liczby gatunków możliwych do łatwego oznaczenia na podstawie szczątków karpologicznych, **B** — w stosunku do całkowitej liczby gatunków.

A — in relation to the number of species easy to indicate on the grounds of the carpological remains, **B** — in relation to the total number of species.

które odnaleziono w 79,6% prób. Liczne były także łuski owocowe tego gatunku (14,3%) obecne w 44,4% prób. Znacznie mniej liczna była reprezentacja *Salix*. Ich nasiona i fragmenty owoców stanowiły zaledwie 1,5% wszystkich oznaczonych diaspor drzew i krzewów. Bardzo słabo w stosunku do współczesnego pokrycia, bo tylko przez 3 nasiona, reprezentowana była *Populus tremula*.

Tabela 13. Reprezentacja grup ekologicznych roślin w zespołach makroszczątków prób reprezentujących strefę brzegową badanych zbiorników

Table 13. Representation of ecological groups of plants in macrofossil assemblages samples representing the nearshore zone of studied reservoirs

Grupa ekologiczna	Szczątki w próbach strefy brzegowej zbiornika Z I [%]	Szczątki w próbach strefy brzegowej zbiornika Z II [%]	Szczątki w próbach strefy brzegowej zbiornika Z III [%]	Szczątki w próbach strefy brzegowej zbiornika Glinianka Piekary [%]
Ramienice oraz rośliny zanurzone i o liściach pływających	37,4 (22,4*)	64,7 (73,7*)	16,3 (44,3*)	43,6 (45,7*)
Rośliny szuwarowe i związane ze zbiorowiskami szuwarów	59,4 (60,5**)	58,9 (66,5**)	53,1 (17,0**)	56,5 (56,2**)
Drzewa i krzewy	64,8	60,0	31,6	71,4
Rośliny siedlisk terestrycznych ogółem	61,3	29,9	19,1	61,3
Ogółem wszystkie gatunki występujące w misie zbiornika i w promieniu 100 m od niej	56,2	58,4	50,2	61,8

* Bez oospor *Chara* sp.

** Bez owoców *Typha* sp.

* Without oospores *Chara* sp.

** Without fruits *Typha* sp.

Diaspory roślin związanych z siedliskami terestrycznymi odnaleziono w 57,4% prób, przy czym większość (61,3%) w próbach pobranych w strefie brzegowej zbiornika. Ogółem zidentyfikowano w tej grupie 19 taksonów, które stanowią reprezentację 18,4% gatunków rosnących w odległości do 100 m od zbiornika. Współczynnik podobieństwa składu gatunkowego współcześnie występujących w sąsiedztwie zbiornika roślin siedlisk terestrycznych i ich reprezentacji w zespołach makroszczątków wyniósł tu 0,31 (tabela 11).

Wśród diaspor tej grupy gatunków dominowały (26,4%) ziarniaki *Poaceae*. Licznie reprezentowane były również nasiona *Cirsium* sp. (22,2%). Najlepiej reprezentowana w zespołach makroszczątków była grupa gatunków rosnąca najbliżej lustra wody w obrębie misy zbiornika (31,4%). Odsetek roślin reprezentowanych w makroszczątkach, podobnie jak w pozostałych zbiornikach, malał wraz ze wzrostem odległości roślin macierzystych od zbiornika i dla

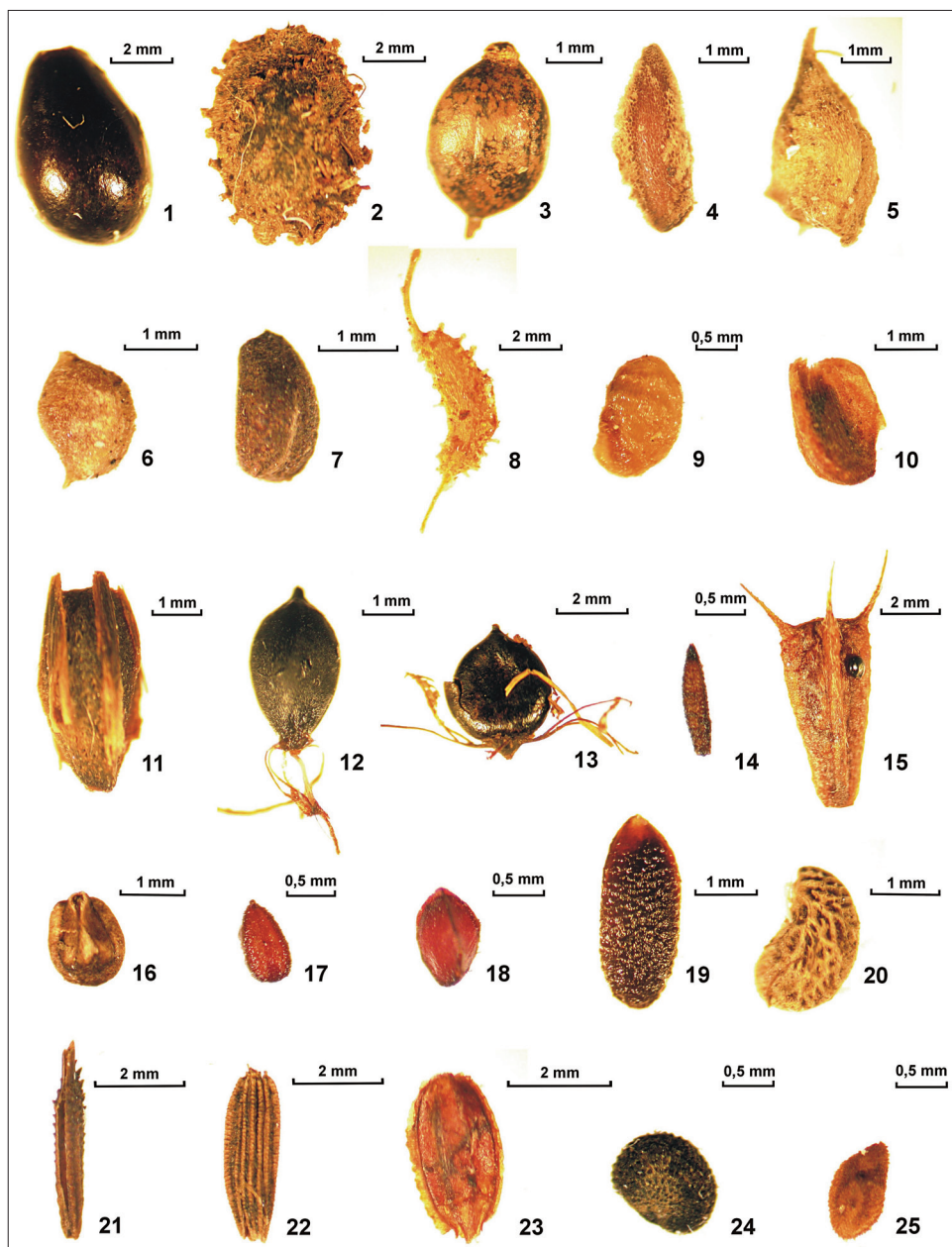
roślin rosnących w odległości od 50 m do 100 m od tafli wody wynosił tylko 3,7% (tabela 11).

W pojedynczej próbie osadów z tego zbiornika odnaleziono szczątki karpologiczne maksymalnie 28 gatunków roślin (tabela 12), co stanowi reprezentację 14,9% współcześnie występujących w zbiorniku i jego okolicy taksonów. Grupą roślin najlepiej reprezentowaną (50,0%) w makroszczątkach uzyskanych z pojedynczej próby były, w przeciwieństwie do pozostałych zbiorników, gatunki roślin zanurzonych i o liściach pływających (tabela 12).

5. Uwarunkowania rozmieszczenia szczątków karpologicznych w osadach jeziornych w świetle dotychczasowych badań

O transporcie diaspor, a zatem także o rozmieszczeniu szczątków karpologicznych poszczególnych gatunków w osadach zbiorników decyduje wiele czynników i złożonych powiązań między nimi. Do najważniejszych z nich należą sposób rozsiewania i związana z nim budowa morfologiczna oraz anatomiczna nasion i owoców. Niezwykle istotne są tu także specyficzne dla ekosystemu każdego zbiornika cechy biotopu i biocenozy, mogące wpływać na transport diaspor, ich redepozycję oraz możliwości ich zachowania w osadach.

Większość roślin wodnych i znaczna część gatunków związanych z pasem szuwarów jako główny środek transportu diaspor wykorzystuje wodę (HUTCHINSON, 1975). Liczne badania prowadzone w ostatnich 15 latach dowiodły, że jest to jeden z głównych sposobów rozprzestrzeniania się diaspor roślin terenów podmokłych (np.: MERRITT i WOHL, 2002; BOEDELTE i in., 2003, 2004; VOGT i in., 2004; NEFF i BALDWIN, 2005; GURNELL i in., 2006; MERRITT i in., 2010; SOOMERS i in., 2010). Dlatego kluczowa dla dyspersji nasion i owoców wydaje się kwestia ich zdolności do unoszenia się na powierzchni wody. Na istotne znaczenie tej właściwości dla rozprzestrzeniania diaspor wskazują wyniki badań relacji między współczesną roślinnością a formowaniem się tafocenoz makroszczątków (BIRKS, 1973; DAVIS, 1985; DUNWIDDIE, 1987; WAINMAN i MATHEWES, 1990; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; ZHAO i in., 2006; KOFF i VANDEL, 2008; SZYMCZYK, 2012) oraz badania dotyczące formowania się banków nasion (np.: VAN DER VALK i DAVIS, 1979; KEDDY i REZNICEK, 1982; HAAG, 1983; BONIS i LEPART, 1994; BONIS i GRILLAS, 2002; OZIMEK, 2006). Na znaczenie zdolności nasion do unoszenia się na powierzchni wody dla ich dyspersji wskazują także wyniki wielu prowadzonych dotychczas badań dotyczących ich rozprzestrzeniania w rzekach i jeziorach strefy borealnej (NILSSON i in., 1991; ANDERSSON i in., 2000; NILSSON i in., 2002; GOODSON i in., 2003; MERRITT i in., 2006; GURNELL i in., 2008) oraz w Holandii (BOEDELTE i in., 2003). Niektóre z tych badań



Fot. 5. Wybrane nasiona i owoce z osadów badanych zbiorników (fot. A. SZYMCZYK):

1 — *Nuphar lutea*, 2 — *Ceratophyllum submersum*, 3 — *Persicaria amphibia*, 4 — *Najas marina*, 5 — *Potamogeton crispus*, 6 — *Potamogeton pusillus*, 7 — *Myriophyllum spicatum*, 8 — *Zannichellia palustris*, 9 — *Batrachium* sp., 10 — *Alisma plantago-aquatica*, 11 — *Sparganium erectum*, 12 — *Schoenoplectus tabernaemontani*, 13 — *Polygonum lapathifolium*, 14 — *Typha* sp., 15 — *Bidens tripartita*, 16 — *Lycopus europaeus*, 17 — *Epilobium* sp., 18 — *Lysimachia vulgaris*, 19 — *Sambucus nigra*, 20 — *Rubus* sp., 21 — *Taraxacum officinale*, 22 — *Sonchus* sp., 23 — *Daucus carota*, 24 — *Silene* sp., 25 — *Plantago major*

wskazują na wpływ rozprzestrzeniania się nasion za pośrednictwem wody na kształtowanie się nadbrzeżnych zbiorowisk roślinnych (JOHANSSON i in., 1996) w skandynawskich rzekach i jeziorach oraz na odtwarzanie roślinności dolin rzecznych (VAN DEN BROEK i in., 2005; ROSENTHAL, 2006). Badania nad możliwością unoszenia się diaspor na powierzchni wody i znaczeniem tej właściwości dla rozprzestrzeniania się roślin zapoczątkował H.B. GUPPY (1893), który analizował możliwości transportu nasion dostających się do Tamizy. Autor ten w warunkach laboratoryjnych przebadął możliwość pływania w słodkiej i słonej wodzie diaspor 320 brytyjskich gatunków roślin (GUPPY, 1906). Podobne badania, ale już dla 786 gatunków powtórzył w Wielkiej Brytanii R.L. PRAEGER (1913). Wspomniani autorzy stwierdzili, że część badanych nasion tonie w wodzie niemal natychmiast, a inne dzięki różnym przystosowaniom mogą dłuższy lub krótszy czas utrzymywać się na powierzchni wody. Wyniki dotyczące możliwości unoszenia się na powierzchni wody nasion, jakie zaprezentowali H.B. GUPPY (1906) i R.L. PRAEGER (1913), są jednak przynajmniej w przypadku części gatunków różne, na co zwracał uwagę w obszernej pracy także A.C. DIEFFENBACHER-KRALL (2007). Różnice te wynikały z faktu, że rezultaty dotyczące czasu pływania nasion zaprezentowane w pracy R.L. PRAEGERA (1913) odniesione zostały, w przeciwieństwie do eksperymentu przeprowadzonego przez H.B. GUPPY'EGO (1906), do wysuszonych nasion, których pływalność była większa niż w przypadku nasion pobranych bezpośrednio ze środowiska. Później danych o gatunkach, które mogą być rozsiewane przez wodę dzięki pływającym diasporom, dostarczył H.N. RIDLEY (1930). Obecnie informacje na temat zdolności do utrzymywania się na powierzchni wody i czasie pływania diaspor uzupełniane są najczęściej przy okazji badań roli cieków i rzek w ich rozprzestrzenianiu (np. DAVIS, 1985; DANVIND i NILSSON, 1997; BOEDELTEJE i in., 2003). Porównanie zdolności do utrzymywania się na powierzchni wody diaspor roślin wodnych i związanych z pasem szuwarów pozwoliło zauważyć prawidłowość, że rośliny wodne częściej niż szuwarowe produkują nasiona, które wcale lub tylko krótko unoszą się na wodzie i z reguły szybko toną (SCULTHORPE, 1967; JOHANSSON i NILSSON, 1993). Jednak większość hydrochorycznych owoców i nasion roślin siedlisk podmokłych ma różnorodne przystosowania do unoszenia się na powierzchni wody. Przykładem dość powszechnych przystosowań jest specyficzna budowa owoców, np. orzeszki *Carex* sp. mogą dryfować zamknięte w wypełnionych powietrzem pęcherzykach (GUPPY, 1906), tkanka arenchymatyczna zmniejsza wyporność diaspor niektórych gatunków *Potamogeton* czy stwierdzonych także w badanych zbiornikach: *Iris pseudoacorus*, *Rumex hydrolapathum*,

Phot. 5. Selected seeds and fruits of the sediments studied reservoirs (phot. A. SZYMCHYK):

- 1 — *Nuphar lutea*, 2 — *Ceratophyllum submersum*, 3 — *Persicaria amphibia*, 4 — *Najas marina*, 5 — *Potamogeton crispus*, 6 — *Potamogeton pusillus*, 7 — *Myriophyllum spicatum*, 8 — *Zannichellia palustris*, 9 — *Batrachium* sp., 10 — *Alisma plantago-aquatica*, 11 — *Sparganium erectum*, 12 — *Schoenoplectus tabernaemontani*, 13 — *Polygonum lapathifolium*, 14 — *Typha* sp., 15 — *Bidens tripartita*, 16 — *Lycopus europaeus*, 17 — *Epilobium* sp., 18 — *Lysimachia vulgaris*, 19 — *Sambucus nigra*, 20 — *Rubus* sp., 21 — *Taraxacum officinale*, 22 — *Sonchus* sp., 23 — *Daucus carota*, 24 — *Silene* sp., 25 — *Plantago major*

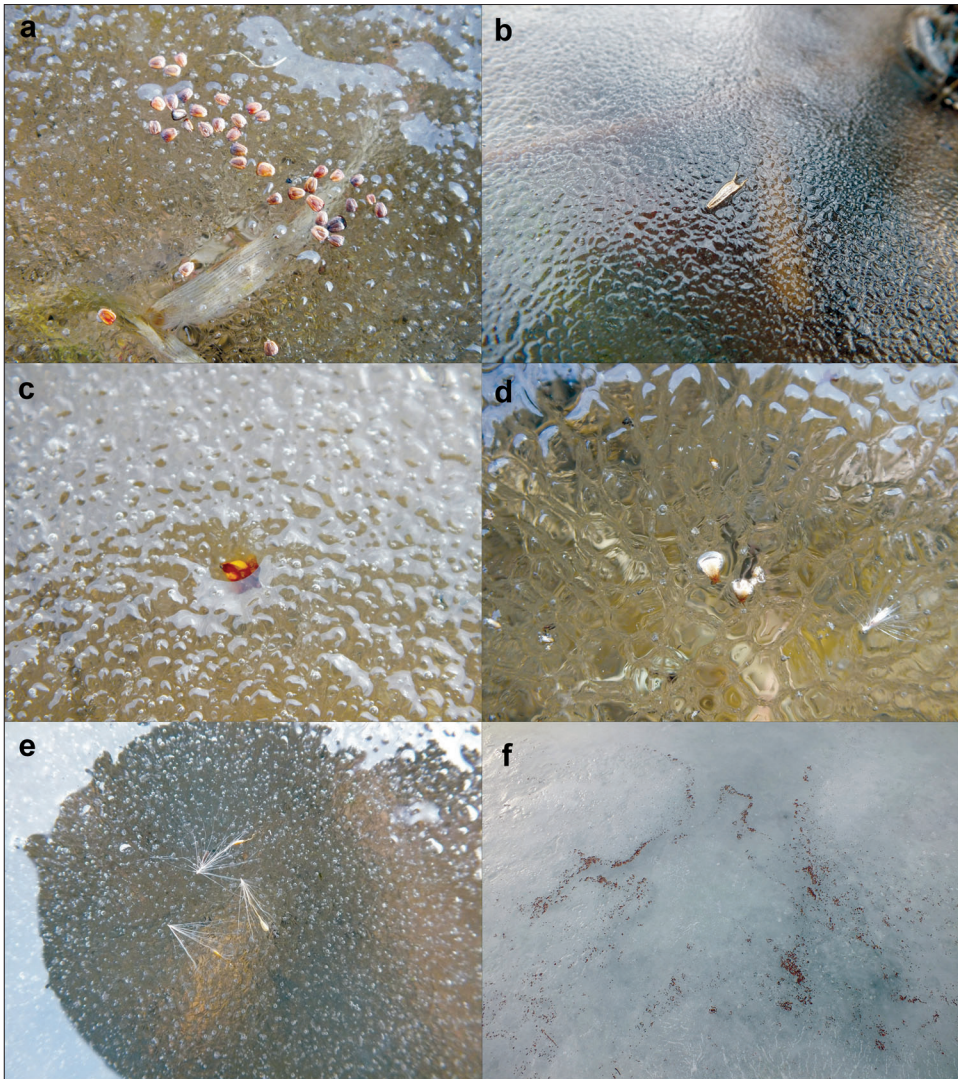
Mentha aquatica i *Sparganium erectum* (BARRAT-SEGRETAIN, 1996; BOUMAN i in., 2000; THORSEN i in., 2009). Unoszeniu na powierzchni wody dzięki napięciu powierzchniowemu sprzyja także hydrofobowa powierzchnia nasion (RIDLEY, 1930; VAN DER PIJL, 1969; MÜLLER-SCHNEIDER, 1983), niewielki ciężar właściwy, jak w przypadku rodzaju *Juncus* (AGNEW, 1961), i zmniejszenie ciężaru właściwego przez powiększenie powierzchni o różnego rodzaju przydatki, charakterystyczne głównie dla gatunków anemochorycznych (RIDLEY, 1930; VAN DER PIJL, 1969; MÜLLER-SCHNEIDER, 1983). Dzięki tym przystosowaniom diaspory gatunków związanych z siedliskami podmokłymi mogą unosić się na powierzchni wody nawet od kilku tygodni do kilku miesięcy (VAN DEN BROEK i in., 2005). Przykładem są między innymi niektóre gatunki *Potamogeton* i *Carex*, których owoce mogą utrzymywać się na wodzie nawet ponad 6 miesięcy (GUPPY, 1906), czy *Alisma plantago-aquatica*, której nasiona mogą pływać ponad miesiąc (BOEDELTEJE i in., 2003), a nawet — jak wykazał MÜLLER-SCHNEIDER (1983) — do roku. Tak długi czas przebywania na powierzchni pozwala diasporom na przemieszczanie się z prądem wody w rzekach lub z wiatrem w jeziorach na bardzo duże odległości, wynoszące od kilku (GRIFFITH i FORSETH, 2002; BOEDELTEJE i in., 2003) do nawet ponad 100 km (ANDERSSON i in., 2000). Wystarcza to potencjalnie do penetracji nawet całej powierzchni dużych jezior.

Wśród roślin budujących szuwały powszechny jest także anemochoryczny sposób rozsiewania. Przykład stanowią tu np. *Phragmites australis*, *Typha* sp. i *Epilobium* sp. Rozsiewanie za pomocą wiatru jest częste także w przypadku rosnących w pobliżu wód drzew (np.: *Salix* sp., *Populus* sp., *Betula* sp.). Diaspory gatunków rozprzestrzeniających się za pomocą wiatru, często dzięki wykształceniu rozmaitych przystosowań w postaci wyrostków, włosków czy innych form spowalniających opadanie, po opadnięciu na powierzchnię wody niejednokrotnie jeszcze długo mogą się na niej utrzymywać i przemieszczać (NILSSON i in., 2010). Taki sposób rozsiewania dobrze opisano między innymi w przypadku *P. australis* (BOUMAN i in., 2000; NILSSON i in., 2010). Podobny polichoryczny sposób rozsiewania dotyczy także częstego w badanych zbiornikach *Juncus effusus*. Jak wykazały badania A.D.Q. AGNEW (1961), drobne, pozbawione przydatków nasiona tego gatunku rozpraszane są głównie przez wiatr, ale tylko na odległość ok. 1,3 m od roślin macierzystych. Dalszy transport suchych nasion może się natomiast odbywać za pośrednictwem wody (McCARTHY, 1971).

Rozsiewanie za pomocą wiatru umożliwia roślinom przemieszczanie diaspor na duże odległości. Dzięki temu do zbiornika mogą docierać nasiona anemochorycznych gatunków zajmujących siedliska znacznie od niego oddalone (POLLUX i in., 2005). W przypadku badanych zbiorników dotyczyło to między innymi różnych gatunków *Cirsium*, *Sonchus* czy takich roślin, jak *Taraxacum officinale* i *Valeriana officinalis*. Na odległość, na jaką mogą być transportowane lekkie nasiona, istotnie wpływa wysokość roślin. Szczególnie dużo nasion może dostawać się do osadów z drzew, takich jak *Betula* sp. czy *Salix* sp. W przypadku *Betula* sp. jest to jeden z głównych, po dużej liczbie produkowanych diaspor, powodów częstej nadreprezentacji w osadach jej owoców i łusek owocowych

(WAINMAN i MATHEWES, 1990; BIRKS, 1980). Innym istotnym czynnikiem rozprzestrzeniania się diaspor roślin związanych z siedliskami hydrogenicznymi, pozwalającym im przemieszczać się nie tylko w obrębie basenu zbiornika, ale także na znacznie większe odległości, są zwierzęta (POLLUX i in., 2005), w tym niektóre poszukujące pokarmu w osadach ryby, takie jak: lin *Tinca tinca*, karaś srebrzysty *Carassius gibelio* czy karp *Cyprinus carpio* (BRYLIŃSKA, 1986). Na przykład M. AGAMI i Y. WASEL (1988) wykazali rolę ryb w kiełkowaniu i dyspersji nasion *Najas marina*. Szczególną, coraz bardziej docenianą rolę w tym procesie przypisuje się jednak ptakom (GREEN i in., 2002; FRISCH i in., 2007; VAN LEEUWEN i in., 2012; SANTAMARIA i in., 2002). Ptaki, jak inne zwierzęta, mogą przenosić nasiona zarówno wewnątrz przewodu pokarmowego (CLAUSEN i in., 2002; SOONS i in., 2008), jak i na zewnątrz — przyklejone do futra lub piór (BARRAT-SEGRETAIN, 1996; HUTCHINSON, 1975). Liczne badania zawartości jelit i odchodów ptaków, między innymi tak pospolitych gatunków, jak: łyśka *Fulica atra*, krzyżówka *Anas platyrhynchos*, cyraneczka *Anas crecca* czy cyraneczka karolińska *Anas carolinensis*, prowadzone w Europie i Ameryce Północnej dowiodły, że ptaki te zjadając przyczyniają się do rozprzestrzeniania bardzo wielu gatunków roślin (AGAMI i WASEL, 1986; ASKER i JERLLING, 1992; HOLT-MUELLER i VAN DER VALK, 2002; POLLUX i in., 2005; MOURONVAL i in., 2007; GREEN i in., 2008; BROCHET i in., 2010). Należą do nich między innymi: *Alisma plantago-aquatica*, *Najas marina*, *Myriophyllum spicatum*, *Polygonum lapathifolium*, *P. persicaria*, *Potamogeton nodosus*, *P. pectinatus*, *P. pusillus*, *Schoenoplectus mucronatus*, *Scirpus maritimus*, *Trifolium repens*, a także inne gatunki, np. z rodzin: *Amaranthaceae*, *Characeae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Ranunculaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae* i *Urticaceae*. Do rozprzestrzeniania diaspor gatunków wodnych przyczyniają się zapewne także łabędzie *Cygnus olor*, które żerują głównie na zanurzonych makrofitych, w tym na gatunkach z rodzaju *Ranunculus* (O'HARE i in., 2007). W odchodach ptaków, oprócz nasion i owoców roślin, odnaleziono także statoblasty mszywiolów z rodzajów *Plumatella* i *Cristatella* oraz ehippii *Daphnia*, co dowodzi, że stanowią one także ważny wektor transportu na duże odległości innych makroszczątków (GREEN i in., 2013). Do rozprzestrzeniania diaspor przyczyniać może się również wiele gatunków drobnych ssaków (STILES, 1992; VITTOZ i ENGLER, 2007).

Niebagatelny wpływ na rozmieszczenie diaspor w misie zbiornika mają też indywidualne cechy ekosystemu każdego zbiornika. Do najważniejszych z nich należą: wielkość misy jeziornej, głębokość zbiornika, ukształtowanie linii brzegowej oraz obecność zwierząt, w tym przede wszystkim ptaków roślinożernych. Oprócz tych cech, istotne znaczenie mają także: ukształtowanie dna, nachylenie stoków i rozmieszczenie roślinności. Wykazano między innymi, że szczątki karpologiczne mają tendencję do przemieszczania się po niezarośniętym dnie (fot. 15a) i gromadzenia się nawet w niewielkich jego zagłębieniach (SZYMCZYK, 2012). W płytkich zbiornikach istotną rolę w przechwytywaniu pływających diaspor odgrywają również płyty roślinności o liściach pływających lub wynurzonych pędach (SZYMCZYK, 2012), (fot. 7).



Fot. 6. Transport diaspór po lodzie (fot. A. SZYMCZYK):

a — *Lycopodium europaeus* w zbiorniku Z I, **b** — *Bidens tripartita* w zbiorniku Z II, **c** — *Betula pendula* w zbiorniku Z I, **d** — wieczka puszek *Plantago major* w zbiorniku Z II, **e** — owoce *Typha* sp. w zbiorniku Z III, **f** — owoce *Alnus glutinosa* w zbiorniku Siemonia

Phot. 6. Transport diaspores on the ice (phot. A. SZYMCZYK):

a — *Lycopodium europaeus* in the reservoir Z I, **b** — *Bidens tripartita* in the reservoir Z II, **c** — *Betula pendula* in the reservoir Z I, **d** — lids of cans *Plantago major* in the reservoir Z II, **e** — the fruits *Typha* sp. in the reservoir Z III, **f** — fruit *Alnus glutinosa* in the reservoir Siemonia

Dobrze rozwinięta linia brzegowa wpływa na wzrost dostawy diaspór roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów do misy (SZYMCZYK, 2012). W.A. WATTS (1978) wskazał także, że duże nachylenie stoków, szczególnie w przypadku małej powierzchni zbiornika, może powodować, że diaspory

znacznie częściej deponowane są w centralnych partiach misy, co potwierdziły badania w rumuńskim jeziorze Steregoiu (FEURDEAN i BENNIKE, 2004; 2008).

Spośród innych opisanych w literaturze i obserwowanych przez autora form transportu na uwagę zasługuje przemieszczanie diaspor zamrożonych w lodzie lub przewiewanie po powierzchni zamrożonych zbiorników, zaobserwowane już przez H.B. GUPPY'EGO (1893), a opisane między innymi dla owoców i łusek owocowych *Betula* sp. (GLASER, 1981; KAUTSKY, 1990). W badanych zbiornikach autor obserwował to zjawisko również w przypadku diaspor *Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Typha* sp. i wieczek puszek *Plantago major* (fot. 6), a w innych zbiornikach także dla owoczków *Alnus glutinosa*.

6. Relacje między rozmieszczeniem szczątków karpologicznych w osadach a współczesną roślinnością

6.1. Ogólne tendencje w rozmieszczeniu szczątków karpologicznych

Generalnie przyjmuje się, że najlepszym miejscem poboru osadów na potrzeby analizy makroszczątków jest strefa płytkiego litoralu (TOBOLSKI, 2000; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007), który głównie w sąsiedztwie nawietrznych brzegów zawiera więcej makroszczątków (WAINMAN i MATHEWES, 1990) niż centralne partie zbiorników (WATTS i WINTER, 1966). Z prac dotyczących współczesnych relacji między roślinnością a zgrupowaniami makroszczątków (BIRKS, 1973; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; ZHAO i in., 2006; KOFF i VANDEL, 2008; SZYMCZYK, 2010; 2012) wynika, że próby pobierane w tej strefie charakteryzują się największą liczebnością szczątków karpologicznych i największym zróżnicowaniem gatunkowym. Także we wszystkich badanych zbiornikach próby strefy brzegowej miały większą frekwencję szczątków i charakteryzowały się większym zróżnicowaniem gatunkowym niż próby toni. Porównanie liczby gatunków oznaczonych w zespołach szczątków karpologicznych w wybranych dla każdego zbiornika najbardziej zróżnicowanych gatunkowo próbach brzegowych i toni świadczy na korzyść tych pierwszych. Wyniki niniejszej pracy i wykazana generalna tendencja do koncentracji makroszczątków w strefie kontaktu z pasem szuwarów potwierdzają zatem obserwacje innych autorów. Generalnie większa koncentracja diaspor w próbach brzegowych w badanych zbiornikach była konsekwencją przede wszystkim dużego udziału, szczególnie w fitocenozach szuwarowych, gatunków, których nasiona i owoce zdolne są do dłuższego lub krótszego utrzymywania się na powierzchni wody. Do najczęściej spotykanych w próbach strefy brzegowej należały: orzeszki różnych gatunków *Carex*, opatrzone aparatem lotnym owoce *Typha* sp. (fot. 5, 19b) i ziarniaki *Phragmites australis*, a z gatunków pozostałych grup roślin — owoce *Betula*

pendula, nasiona *Nuphar luteum*, owoce *Persicaria amphibia* czy zaopatrzone w aparat lotny diaspory gatunków terestrycznych, jak *Cirsium*.

We wszystkich zbiornikach próby brzegowe generalnie okazały się bogatsze w szczątki karpologiczne niż próby toni (tabela 13) i były bardziej zróżnicowane gatunkowo, a poziom tych różnic był zmienny w poszczególnych zbiornikach. Największą część ogółu diaspor próby brzegowe zawierały w zbiornikach Glinianka Piekary (61,8%) i Z II (58,4%), w których lustro wody było w najmniejszym stopniu pokryte wynurzającą się lub sięgającą powierzchni roślinnością wodną. Tam też rozbieżności między zróżnicowaniem gatunkowym prób brzegowych a zróżnicowaniem prób toni były największe. Mniejszą różnicę między liczebnością a składem gatunkowym zespołów szczątków karpologicznych w próbach strefy brzegowej i toni odnotowano w zbiorniku Z I, gdzie w próbach brzegowych reprezentowanych było 56,2% wszystkich oznaczonych gatunków, najmniejszą zaś w zbiorniku Z III, gdzie próby brzegowe zawierały zaledwie 0,2% więcej diaspor niż próby toni. W zbiorniku tym także rozbieżności między zróżnicowaniem gatunkowym zanotowanym w próbach brzegowych a zróżnicowaniem odnotowanym w próbach toni były najmniejsze. Jednocześnie zbiorniki Z I i Z III charakteryzowały się najmocniej zarośniętym lustrem wody z wyspami roślinności, której płyty w przypadku zbiornika Z III zajmowały w 2009 r. nawet ponad 22% tafli wody. Dowodzi to, że istotnym czynnikiem wpływającym na rozprzestrzenianie dryfujących w obrębie misy zbiornika diaspor i ich koncentrację w próbach centralnej części zbiornika jest rozmieszczenie roślinności z pędami sięgającymi powierzchni (fot. 7). Przykładem są tu próby: nr 23 z koncentracją owoców *C. flacca* i nr 13 z nagromadzeniem diaspor *Typha* sp. w zbiorniku Z I (schem. 2) czy próba nr 4 z licznymi szczątkami karpologicznymi *Betula pendula*, *Ranunculus sceleratus* i *Alisma plantago-aquatica* w zbiorniku Z III (schem. 7—9). Przykład zbiorników Z I i Z III pokazuje, że relatywnie większa koncentracja diaspor w próbach toni może być charakterystyczna dla mocno wypłyconych i silnie porośniętych zbiorników będących w terminalnych stadiach rozwoju, dla których typowe są niewielka głębokość i intensywny rozwój roślinności. Jednocześnie w zbiornikach będących na wcześniejszych etapach sukcesji, których przykładem może być zbiornik Glinianka Piekary, depozycji większości diaspor można spodziewać się w próbach strefy brzegowej.

W odniesieniu do poszczególnych grup ekologicznych roślin, nawet w tych samych zbiornikach, rozbieżności między zróżnicowaniem gatunkowym prób brzegowych i prób toni były jeszcze większe. Wynikały one z bardzo wielu czynników, często przynajmniej pośrednio związanych z odmiennymi przystosowaniami poszczególnych gatunków do rozsiewania nasion. Rozbieżności te zostaną opisane w kolejnych rozdziałach.

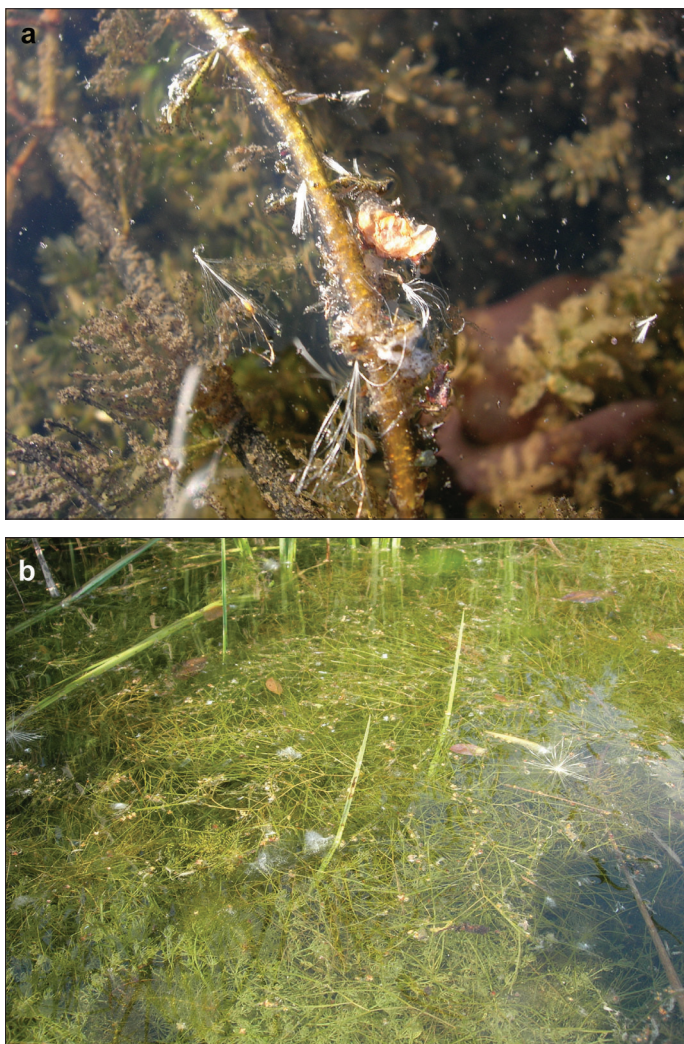
Odległości od roślin macierzystych, w jakich deponowane są diaspory poszczególnych gatunków, są zróżnicowane (np.: BIRKS, 1973; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; ZHAO i in., 2006; KOFF i VANDEL, 2008). P.A. GREATREX (1983) szacuje, że 50—100% spośród makroszczątków roślin wodnych i zwią-

zanych z siedliskami podmokłymi deponowanych jest w odległości 1 m od roślin macierzystych. Natomiast Y. ZHAO i in. (2006) określają, że w przypadku niektórych gatunków nawet 100% makroszczątków osadzanych jest nie dalej niż 20 m od współczesnych roślin. Podobnie jak wskazują dotychczasowe badania relacji zachodzących między rozmieszczeniem szczątków karpologicznych i roślinności macierzystej (ZHAO i in., 2006; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; SZYMCHYK, 2010; 2012), w badanych zbiornikach generalnie najbliżej roślin macierzystych deponowane były szybko tonące diaspory roślin wodnych i związanych z pasem szuwarów (schem. 2, 5 i 7). W przypadku tych gatunków można szacować, że w zależności od warunków panujących w zbiorniku od 70% do 100% ich diaspor odnajdywano w odległości mniejszej niż 20 m od roślin macierzystych.

6.2. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów

W przypadku roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów we wszystkich zbiornikach większość diaspor odnajdywano w próbach brzegowych. Ich udział w tej grupie prób wahał się od 53,1% w zbiorniku Z III do 59,5% w Gliniance Piekary. Większa koncentracja diaspor w próbach brzegowych, jak w przypadku ogółu diaspor, była przede wszystkim efektem znacznego udziału we współczesnych fitocenozach gatunków, których diaspory zdolne są do utrzymywania się na powierzchni wody. Dotyczy to przede wszystkim różnych gatunków: *Carex*, *Bulboschoenus maritimus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus* i *Sparganium erectum*, których owoce i nasiona przystosowane są do długiego utrzymywania się na powierzchni wody dzięki odpowiedniej budowie anatomicznej. Do większej koncentracji diaspor w próbach brzegowych przyczyniały się także gatunki, których owoce dryfują dzięki rozbudowanemu aparatowi lotnemu (np.: *Typha* sp., *Phragmites australis*, *Epilobium* sp.), a w małych zbiornikach również te, których owoce lub nasiona utrzymują się na powierzchni stosunkowo krótko, dzięki wykorzystaniu np. napięcia powierzchniowego (np. *Juncus* sp., *Mentha* sp.), jednak wystarczająco długo, aby potencjalnie penetrować całą taflę małego zbiornika.

Pływające diaspory potencjalnie mogą przemieszczać się z pomocą wiatru w obrębie całego basenu zbiornika i są najczęściej spychane w kierunku brzegu, gdzie toną. Dobrze ilustrują to istotne statystycznie koncentracje pływających owoców *B. pendula* w próbach brzegowych słabo porośniętej wschodniej części zbiornika Glinianka Piekary (schem. 12, fot. 4). Możliwości przemieszczania się nasion i owoców ograniczone są tylko kształtem misy i rozmieszczeniem roślinności wynurzonej, której skupiska zmniejszają dyspersję dryfujących



Fot. 7a—b. Dryfujące nasiona i owoce zatrzymywane przez pędy roślin (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 7a—b. Floating seeds and fruits stopped by plant shoots (phot. A. SZYMCZYK)

diaspor i przechwytyjąc je mogą powodować ich koncentrację (fot. 7), co jest istotne szczególnie w niewielkich, płytkich zbiornikach wodnych, które z natury są bardzo porośnięte. Zjawisko to w badanych obiektach najlepiej widoczne jest w zbiornikach Z I, Z III i w zachodniej części zbiornika Glinianka Piekary. Ilustruje go wysoka, statystycznie istotna koncentracja diaspor *Typha* sp. na granicy płatów *C. submersum* w zbiorniku Z III (schem. 7) oraz szczątków karpologicznych *B. pendula* na granicy fitocenoz *Myriophyllum spicatum* i w próbie nr 44 wśród pływających liści *N. luteum* w zbiorniku Glinianka Piekary (schem. 12). Wpływ rozmieszczenia współczesnych fitocenoz *C. submersum*, tworzącego w badanych zbiornikach duże, unoszące się tuż pod powierzchnią

płaty, na migrację dryfujących diaspor bardzo dobrze widoczny jest w zbiorniku Z III. Zbiorowiska tego pleustofita zajmują tam całą północną część misy, nie dopuszczając do depozycji pływających diaspor pochodzących z roślin rosnących w jej południowej części. Wyjątek stanowią tu tylko przenoszone przez wiatr i osiadające wewnątrz jego płatów diasporę *Typha* sp., które jak szacują M.B. SOONS i W.A. OZINGA (2005) mogą być transportowane w powietrzu na odległość nawet 3 600 m. Podobne zjawisko przechwytywania i koncentracji pływających diaspor gatunków szuwarowych i wodnych obserwowano również w niewielkim zbiorniku w Sławkowie (SZYM CZYK, 2012). Tam diasporę te deponowane były często na granicy płatów wytwarzającej wynurzone pędy *Hippuris vulgaris* (fot. 8 i 23).



Fot. 8. Zbiornik w Sławkowie z fitocenozą *Hippuris vulgaris* (fot. A. SZYM CZYK)

Phot. 8. Reservoir in Sławków with phytocoenosis *Hippuris vulgaris* (phot. A. SZYM CZYK)

Przykład badanych zbiorników pokazuje, że przechwytywanie przez roślinność wynurzoną dryfujących od brzegu diaspor jest jednym z istotnych powodów, dla których w małych zarastających zbiornikach niejednokrotnie znaczna część pływających nasion i owoców roślin szuwarowych deponowana jest w centralnej części ich misy. Konsekwencją tego jest równomierny rozkład szczątków karpologicznych w próbach strefy brzegowej i centralnych partii zbiorników gatunków, których stanowiska rozproszone są wokół całego zbiornika. Widać to na przykładzie rozmieszczenia szczątków karpologicznych *Lycopus europaeus* w zbiorniku Z I (schem. 2) i *Alisma plantago-aquatica* w zbiornikach Z I, Z II i Z III (schem. 2, 5 i 8), dla których stanowiska roślin macierzystych rozlokowane są wokół całej linii brzegowej. W przypadku gatunków, których stanowiska są skupione tylko w jednej części misy, rozmieszczenie roślinności szuwarowej i płatów roślin wodnych sięgających powierzchni wody może sprawiać, że dyspersja ich diaspor często ograniczona jest do niewielkiego

obszaru. Przyczyną tego zjawiska są skupiska szuwarów i roślinności wodnej, które mogą zmieniać kształt tafli otwartej wody, a w przypadku bardzo płytkich akwenów powodować nawet jej fragmentację, ograniczając możliwości dyspersji nasion i owoców. Sytuacja tego typu ma miejsce w zbiorniku Z II, a jej wpływ na rozmieszczenie pływających nasion najlepiej widoczny jest na przykładzie *Glyceria maxima*. Rośnie ona tylko we wschodniej części zbiornika, tam też odnaleziono wszystkie jej nasiona, które były zatrzymywane przez roślinność (schem. 5). Dość dobrze wpływ częściowej fragmentacji misy na rozmieszczenie nasion widoczny jest w tym zbiorniku także w przypadku rozlokowania szczątków karpologicznych *C. acuta*, *C. flacca* i *Epilobium* sp. W przypadku każdego z tych gatunków zdecydowaną większość szczątków znaleziono w tej części misy, w której koncentrowała się większość współczesnej populacji. Jeśli chodzi o inne zbiorniki, to bardzo dobrą ilustracją takich relacji jest rozmieszczenie szczątków *Potamogeton natans* w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). W przypadku badanych zbiorników bardzo dobrze znaczenie płatów roślinności wodnej w przechwytywaniu pływających diaspor pokazuje również rozmieszczenie owoców dominującej często w szuwarach *Typha* sp. We wszystkich płytkich zbiornikach (Z I, Z II i Z III) jej diasporę rozmieszczone były generalnie dość równomiernie w całych misach i odnotowywano je zarówno w próbach brzegowych, jak i w centralnych partiach zbiorników (schem. 2, 5 i 8). O ile niemające aparatu lotnego pływające diasporę wielu gatunków, w tym z rodzaju *Carex*, gromadziły się przede wszystkim na brzegach płatów roślinności, znacząc ich zasięg, o tyle lotne owoce *Typha* sp. często koncentrowały się w znacznej liczbie nawet wewnątrz tych płatów. Efektem tego był ich równomierny rozkład, a także obecność w blisko 100% prób pochodzących z małych zbiorników Z I, Z II i Z III. Przykładem są tu ich istotne statystycznie koncentracje diaspor tego gatunku w płatach *C. submersum* we wschodniej części misy zbiornika Z II (próby 4, 7 i 8) i północnej części misy ZIII (próby 20, 21). W obręb płatów roślin zajmujących centralne partie zbiorników z wiatrem przenoszone były także lotne nasiona *Epilobium* sp., które w innych, słabiej zarośniętych zbiornikach koncentrowały się w pobliżu brzegu, na głębokości mniejszej niż 125 cm (GREATREX, 1983). Podobnie było także w przypadku owoców *Eupatorium cannabinum* i *P. australis*. Świadczy o tym depozycja w niektórych próbach statystycznie istotnej liczby szczątków karpologicznych tych gatunków na przykład: w płatach *M. spicatum* w zbiorniku Glinianka Piekary (próba 7 i 8) czy płatach *C. submersum* w próbie nr 7 w zbiorniku Z II (schem. 4 i 10). W przypadku *Typha* sp. zaskakuje bardzo duża, w małych zbiornikach często wynosząca kilkaset, liczba nasion odnajdywanych w większości prób. Zauważyć przy tym należy, że rozkład liczby szczątków karpologicznych tego gatunku w próbach w żadnym ze zbiorników nie był równomierny (schem. 2, 5, 8 i 10). Wszędzie, oprócz prób zawierających nawet kilkaset nasion, w odległości zaledwie od 5 m do 10 m znajdowały się próby, w których było ich tylko kilka, jedno lub jak w zachodniej części zbiornika Glinianka Piekary nie odnotowywano ich wcale. Trudno założyć, że tak duża liczba diaspor w niektórych próbach zarówno



Fot. 9a—b. Przykłady agregacji anemochorycznych owoców i nasion na owocostanach innych gatunków roślin (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 9a—b. Examples of aggregation for the anemochorous fruits and seeds on other plant species seed-heads (phot. A. SZYMCZYK)

w strefie brzegowej, jak i w centralnych partiach misy oraz nierównomierny rozkład liczby nasion widoczny we wszystkich zbiornikach jest efektem powolnej depozycji pojedynczych rozpraszanych z wiatrem diaspor. Wyjaśnieniem dużej koncentracji szczątków karpologicznych w niektórych próbach może być zbijanie się diaspor w pakiety i przemieszczanie się przynajmniej części z nich w nawet dużych grupach. Tworzenie się na skutek opadów (fot. 10), w wyniku zlepiania pajęczyną lub zaczepiania o inne owocostany (fot. 9 i 20) splecionych z sobą grup nasion często obserwowano w badanych zbiornikach (fot. 9, 10, 20). Dotyczy to nie tylko nasion *Typha* sp. Odnotowano je także w przypadku produkujących bardzo wiele małych, opatrzonych aparatem lotnym nasion *Epilobium hirsutum* i *E. parviflorum* w zbiorniku Z I. Możliwe jest, że najwyższe zanotowane koncentracje szczątków tych gatunków w próbach nr 3

i 19 w zbiorniku Z III i w próbach nr 25 i 4 w zbiorniku Z I (schem. 5 i 8) są między innymi konsekwencją tego zjawiska. Uwięzienie nasion w pajęczynie obserwowano nie tylko w przypadku delikatnych nasion gatunków anemochorycznych. W zbiorniku Z I pajęczyną zlepiane były nawet stosunkowo ciężkie owoce *Sparganium erectum* (fot. 20b), co mogło być powodem koncentracji aż 11 ich sztuk w próbie nr 26 (schem. 2). Jak sugerują przeprowadzone wewnątrz pasa szuwarów obserwacje, zlepianie się nasion i owoców mogło być także przyczyną zatrzymywania większości nasion w pobliżu roślin macierzystych, w obrębie pasa szuwarów, na skutek ich zmywania przez deszcz (fot. 10a, b).



Fot. 10. Agregacje owoców *Typha latifolia* (fot. A. SZYMCZYK):

a — zlepione po deszczu owocostany, **b** — splukane do podstawy roślin grupy owoców

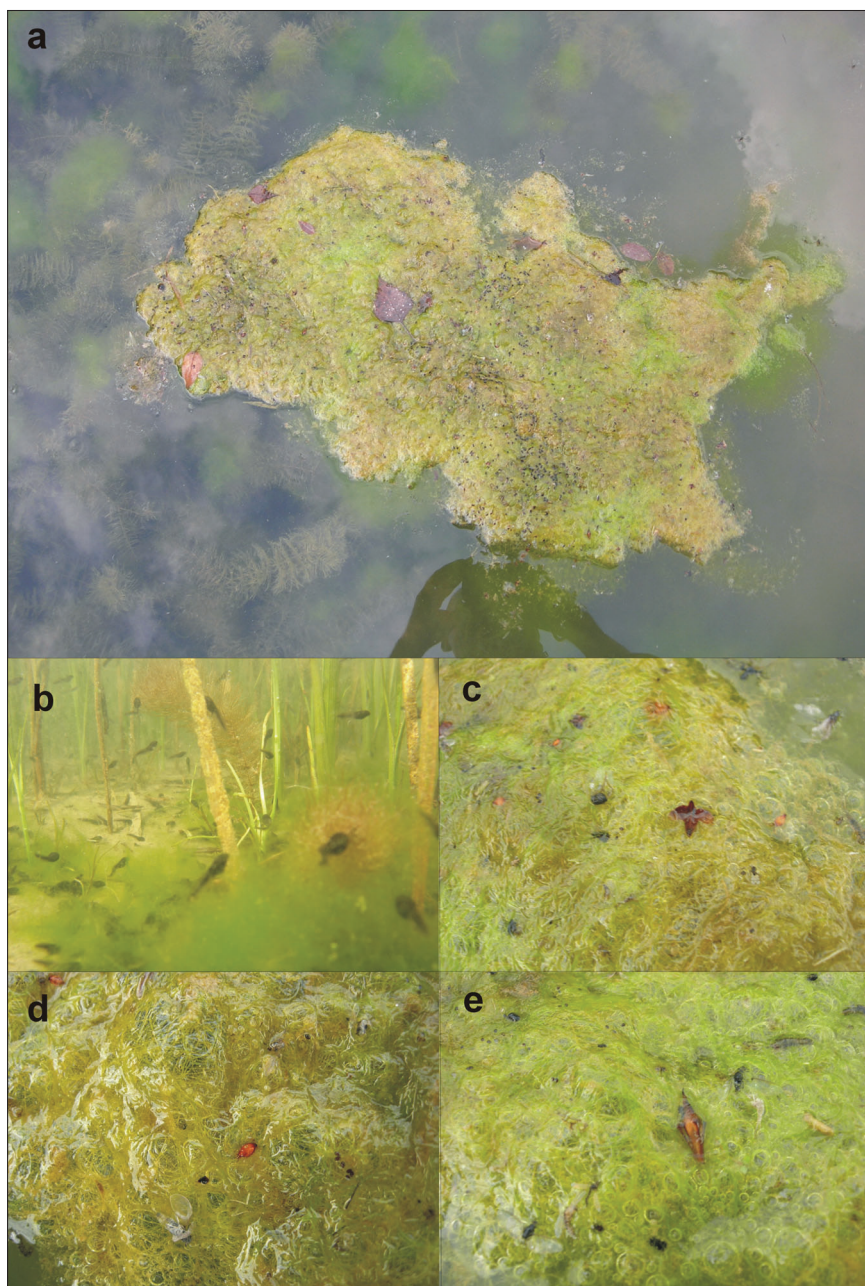
Phot. 10. *Typha latifolia* fruits aggregations (phot. A. SZYMCZYK):

a — stuck together after rain seedheads, **b** — group of fruits rinsed to the base of the plant

Powodem bardzo wysokiej koncentracji szczątków karpologicznych, wielokrotnie przekraczającej liczebność w innych próbach, może być także po-grzebanie całych owocostanów, jak to miało miejsce w przypadku *P. australis*, w próbie nr 48, w zbiorniku Glinianka Piekary (schem. 11) czy *Alisma plantago-aquatica* w próbie nr 6 w zbiorniku Z I (schem. 2). Inną przyczyną takiej koncentracji, szczególnie w przypadku wykorzystującego także zoochoryczny sposób rozprzestrzeniania *Chenopodium rubrum*, może być wydalanie nasion przez ptaki wraz z kałem.

Na większą koncentrację diaspor w próbach brzegowych niż w próbach toni, szczególnie w małych zbiornikach Z I i Z II, istotny wpływ miała również obecność rosnących w pobliżu lustra wody gatunków, których nasiona nie są przystosowane do unoszenia się na powierzchni wody i szybko toną. Należą do nich przede wszystkim wytwarzające stosunkowo duże, ciężkie diaspyry *Schoenoplectus tabernaemontani* i *S. lacustris*, których nasiona mogą pływać maksymalnie przez 1 godz. (COOPS i VAN DER VELDE, 1995), *Eleocharis palustris*, a także *Chenopodium rubrum*, których nasiona są drobne, budowa osłony zaś może sprzyjać tylko krótkotrwałemu utrzymywaniu się na powierzchni wody. Do grupy tej zaliczyć należy także produkującą setki tysięcy nasion *Lythrum salicaria* (SHAMSI i WHITEHEAD, 1974). Nasiona tych gatunków z braku możliwości rozprzestrzeniania się za pośrednictwem wody z reguły w większości deponowane były w badanych zbiornikach w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych. Podobnie nasiona tych gatunków zachowywały się w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). W przypadku zbiornika Z I największe znaczenie dla wysokiej frekwencji diaspor w próbach brzegowych miały płyty *E. palustris* w południowej części zbiornika. Istotne były tu też niewielkie skupiska produkującego ogromną liczbę małych nasion *Chenopodium rubrum*. W przypadku *E. palustris* aż 92% wszystkich szczątków karpologicznych odnaleziono w tym zbiorniku w próbach strefy brzegowej, przy czym największa koncentracja jego diaspor odnotowana została w próbie nr 34. W przypadku diaspor *Ch. rubrum* udział ten wynosił 69%, a największą koncentrację szczątków stwierdzono w próbie nr 2 (schem. 2). W zbiorniku Z II spośród gatunków, których diaspyry nie są zdolne do dłuższego utrzymywania się na powierzchni wody, największą frekwencję w zespołach szczątków karpologicznych prób brzegowych, podobnie jak w zbiorniku Z I, miały *Ch. rubrum*, tworzący tu duże płyty *E. palustris*, jak również *Schoenoplectus tabernaemontani* (tabela 1).

Jak wskazują obserwacje autora prowadzone także w innych zbiornikach, w tym znajdujących się w sąsiedztwie badanych, pewną rolę w rozprzestrzenianiu się szybko tonących diaspor pochodzących od roślin rosnących nad samą wodą, ale także diaspor pływających i rozsiewanych przez wiatr mogą mieć pływające maty budowane przez nitkowate glony lub sinice (fot. 11–13), (SZYMCZYK, 2014). Maty takie po wypłynięciu na powierzchnię, dzięki uwiecznionym pęcherzykom gazu, zanim zatoną, mogą nawet wiele dni przemieszczać się z wiatrem po otwartej tafli wody. Mogą się także rozrywać, tworzyć okresowo większe skupiska przy brzegu lub kotwiczyć wielokrotnie w różnych miejscach



Fot. 11. Maty glonowe budowane głównie przez glony nitkowate (zbiornik Siemonia), (fot. A. SZYMCZYK):

a — pływająca mata glonowa, **b** — formowanie się mat glonowych na dnie zbiornika, **c—e** — diaspory i szczątki karpologiczne na powierzchni pływającej maty glonowej

Phot. 11. Algal mats built mostly by filamentous algae (reservoir Siemonia), (phot. A. SZYMCZYK):

a — floating mat of algae, **b** — algal mat formation at the bottom of the reservoir, **c—e** — diaspores and carpological remains on the surface of floating algal mats

linii brzegowej i przy grupach roślinności wynurzonej. Pływając, stanowią „pułapkę” przechwytyjącą i gromadzącą dryfujące i roznoszone przez wiatr nasiona (fot. 11c, d i e). Zaobserwowano również, że znajdując się przy brzegu, w sąsiedztwie owocujących roślin, mogą przechwytywać opadające, nieprzystosowane do unoszenia na wodzie diaspory i transportować je następnie w inne, nawet odległe, rejony zbiornika. Maty takie mogą więc przyczyniać się do znacznego rozproszenia w obrębie zbiornika szybko tonących diaspor, a tonąc wraz z uwiecznionymi w nich nasionami i owocami różnych gatunków, mogą doprowadzać do dużej ich koncentracji na niewielkiej powierzchni. W analizowanych zbiornikach, najprawdopodobniej ze względu na zmienne, czasem niekorzystne warunki troficzne, tworzenie się tego typu mat obserwowano sporadycznie (tylko w sezonie 2008) i w dość ograniczonym zakresie w zbiornikach Z III i Z I (fot. 3 i 1). Jednak mimo że zjawisko to nie miało tak dużego nasilenia, jak w innych zbiornikach, w świetle uzyskanych podczas późniejszych badań informacji nie można jego roli całkowicie wykluczyć. Częściej i w większym nasileniu pływające maty obserwowano w niewielkim przepływowym zbiorniku powyroboiskowym w Siemoni (fot. 11), gdzie w okresie późniejszym prowadzono badania, podczas których zwrócono uwagę na znaczenie mat glonowych dla formowania zespołów makroszczątków i między innymi dokonywano jakościowej i ilościowej oceny transportowanych przez nie diaspor. O potencjalnym znaczeniu tego zjawiska dla przemieszczania diaspor w zbiorniku świadczy fakt odnalezienia w jednym z małych, liczących ok. 250 cm² fragmentów takiej tratwy, 17 owoców i 2 łusek owocowych *B. pendula*, 7 diaspor *Mentha* sp., 2 owoców *Lycopus europaeus* i 1 owocu *Sparganium erectum* (SZYMCZYK, 2014).

Pojawianie się podobnych dużych mat, budowanych z kolei głównie przez sinice, tworzących się niemal na całej powierzchni dna obserwowano również na niewielkim przepływowym zbiorniku w dolinie potoku Żabnik (fot. 12).

W badanych zbiornikach maksymalna odległość prób z diasporami od najbliższych roślin macierzystych dla poszczególnych gatunków była różna. I tak w większym, głębszym i charakteryzującym się słabiej rozwiniętym szuwarem oraz roślinnością wodną zbiorniku Glinianka Piekary wynosiła dla *E. palustris* 25 m i była podobna do stwierdzonej w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). Podobne odległości przebywały diaspory tego gatunku także w małych zbiornikach Z I, Z II i Z III (schem. 7, 10 i 13). Również porównywalna do stwierdzonej w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) okazała się maksymalna odległość, na jaką przemieszczały się owocki *Schoenoplectus tabernaemontani*. W zbiornikach Z I, Z II i Z III oscylowała ona podobnie jak w przypadku *E. palustris* wokół 25 m (schem. 2, 5 i 8).

Spośród gatunków o szybko tonących nasionach na szczególną uwagę zasługuje rozmieszczenie małych diaspor *Juncus* sp. w zbiorniku Z II. W przypadku tego gatunku zarówno w płytkich zbiornikach Z II i Z III, jak i w Gliniance Piekary większość prób ze statystycznie istotną koncentracją szczątków karpologicznych zlokalizowana była w centralnej części zbiornika. Tam też zdeponowana została większość odnalezionych diaspor tego gatunku (tabela 4,



Fot. 12. Maty odrywające się od dna, budowane głównie przez sinice, w porośniętym przez *Sparganium minimum* rozlewisku potoku Żabnik (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 12. Mats built mostly by cyanobacteria detached from the bottom reservoir on stream Żabnik overgrown by *Sparganium minimum* (phot. A. SZYMCZYK)

schem. 10). Podobna sytuacja miała miejsce w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). W tym przypadku autor tłumaczył rozkład drobnych diaspor redepozycją, polegającą na przemieszczaniu się drobnych nasion po pozbawionym roślin dnie (fot. 15a) i gromadzeniu w niewielkich zagłębieniach. Zasugerował także, że przemieszczanie się diaspor w przypadku bardzo płytkiego zbiornika mogą powodować nawet niewielkie ruchy wody, wywołane aktywnością (pływanie, żerowanie) obecnych w zbiorniku kaczek i łabędzi lub nawet ryb. W analizowanych zbiornikach Z II, Z III i Gliniance Piekary najbardziej prawdopodobna wydaje się analogiczna sytuacja, choć w Gliniance Piekary z uwagi na dużą głębokość zbiornika większą rolę w przemieszczaniu diaspor po niezarośniętym dnie mogą odgrywać ryby. O takim mechanizmie przemieszczania się diaspor świadczy rozkład prób o statystycznie istotnej koncentracji diaspor. Największe koncentracje nasion *Juncus* sp. w zachodniej części Glinianki Piekary i zbiornika Z III zanotowano w najgłębszych miejscach (schem. 10). Ponadto większość pozostałych prób ze statystycznie istotną koncentracją diaspor również z reguły zlokalizowana była w głębszych partiach zbiorników lub w zagłębieniach dna (schem. 2, 5, 8 i 10).

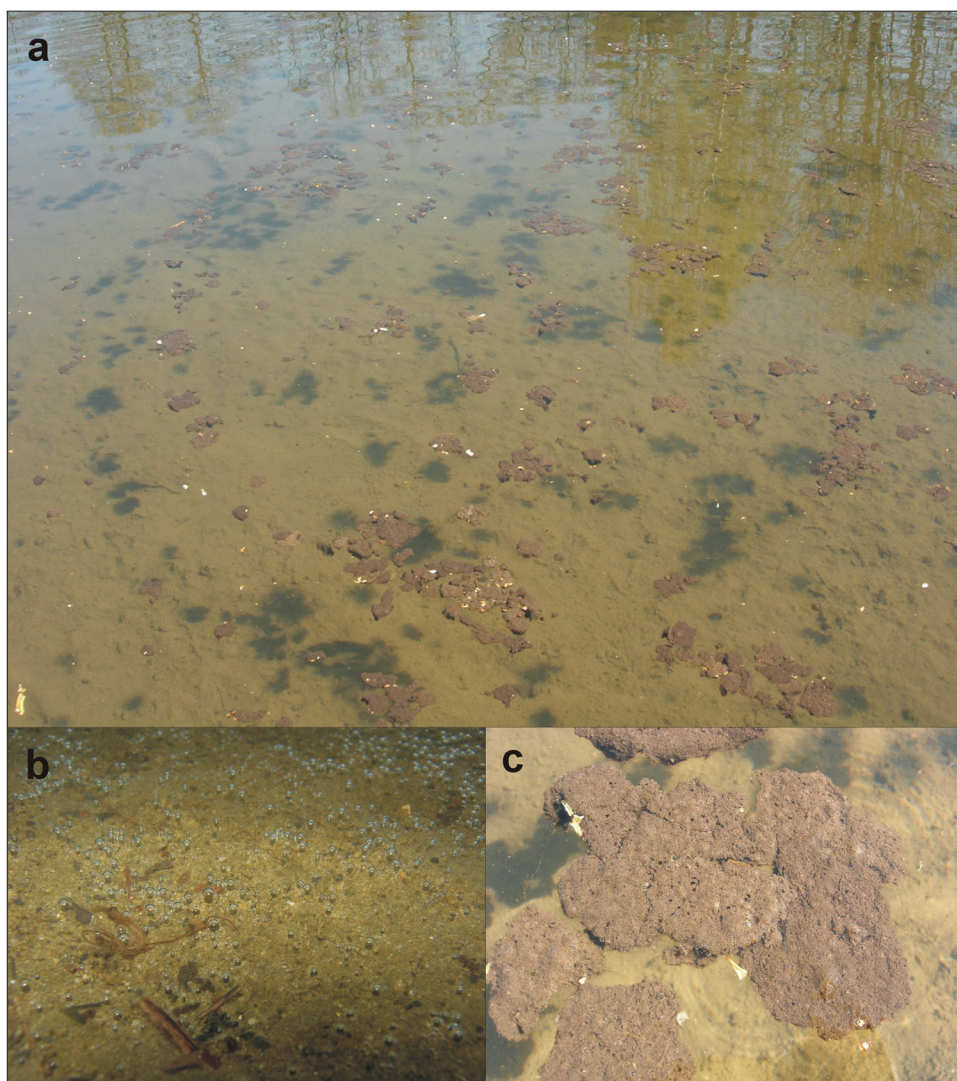
Analiza rozmieszczenia szczątków karpologicznych roślin wskazuje, że redepozycja nasion w obrębie dna opisana dla *Juncus* sp. w mniejszym lub większym stopniu dotyczyć może także innych gatunków, nie tylko szuwarowych, ale też niektórych roślin wodnych, terestrycznych oraz drzew i krzewów. Po dnie przemieszczane mogą być przy tym nie tylko diaspory, które szybko toną, ale również te, które osiadają tam po dłuższym dryfowaniu po powierzchni wody. Wskazują na to badania przeprowadzone w zbiorniku w Sławkowie

(SZYMCZYK, 2012), gdzie przemieszczaniu takiemu i gromadzeniu się w zagłębieniach dna ulegały diaspory *Eupatorium cannabinum* i *Betula pendula*, ale także większe i cięższe orzeszki rodzaju *Carex*. W badanych zbiornikach, oprócz wymienionych, zjawisko to dotyczyło diaspor takich roślin szuwarowych, jak: *Alisma plantago-aquatica*, *Epilobium* sp., *Poaceae* sp., *P. australis*, *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus* i *Typha* sp. Transportem po dnie można także tłumaczyć obecność pojedynczych zaopatrzonych w aparat lotny diaspor *E. cannabinum*, *P. australis* i *Typha* sp. w centrum zachodniej części misy zbiornika Glinianka Piekary (schem. 10).

Czynnikiem limitującym przemieszczanie się diaspor po dnie może być obecność roślinności zanurzonej, co wykazano w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) dla *Eleocharis palustris* i *Schoenoplectus tabernaemontani*. Również w badanych płytkich zbiornikach koncentracje szczątków karpologicznych wielu gatunków na granicy płatów roślin porastających dno i różnice w rozproszeniu nasion zależne od stopnia porośnięcia dna świadczą, że jest to istotny czynnik ograniczający migrację diaspor. Prawie pozbawione roślin dno w sąsiedztwie niektórych płatów roślin może bowiem sprzyjać wywoływanemu przez mikroprądy wody przemieszczaniu się pojedynczych nasion i owoców opadających poza szuwały (fot. 15a), podczas gdy opadające na mocno zarosnięte dno (fot. 15b) diaspory są szybko unieruchamiane i ulegają koncentracji. Na efektywność takiego transportu po dnie, oprócz kluczowego czynnika, jakim jest kotwicząca rola płatów roślinności zanurzonej, wpływać może wiele innych czynników. Na dystans, jaki przebywają od roślin macierzystych nasiona i owoce poszczególnych gatunków, oprócz ich wielkości i ciężaru właściwego, wpływ mogą mieć także różnego rodzaju wypustki sprzyjające czepianiu się roślin i elementów dna. Wypustki te mogą ograniczać możliwości transportu, czego ilustracją są różnice w rozmieszczeniu i odległości, jaką przebywają od roślin macierzystych na przykład małe nasiona *Mentha* sp. czy *Juncus* sp. i nasiona *Eleocharis palustris* czy *Bidens tripartita* w zbiorniku Glinianka Piekary (schem. 10). Istotne znaczenie dla efektywności takiego transportu może mieć również nachylenie dna. Wskazuje na to rozmieszczenie prób ze szczątkami karpologicznymi *Mentha* sp., *Juncus* sp. i *Stellaria uliginosa* we wschodniej części zbiornika Glinianka Piekary (schem. 10), charakteryzującego się stromymi stokami (fot. 4a) i porośniętym w niewielkim stopniu dnem. W zbiorniku tym szczątki karpologiczne tych gatunków deponowane były od 10 m do nawet 30 m dalej od roślin macierzystych niż w analizowanych zbiornikach o łagodnych brzegach.

Wstępne rezultaty badań przeprowadzonych przez autora w zbiorniku powyrobiskowym w Siemoni (SZYMCZYK, 2014) sugerują jeszcze inny interesujący mechanizm redepozycji niewielkich diaspor zalegających na dnie, który jednak w analizowanych zbiornikach nie był obserwowany. W zbiorniku w Siemoni wiosną dochodziło do formowania na powierzchni osadów mat glonowych (fot. 13), które najczęściej budowane były głównie przez okrzemki, czasem z niewielkim udziałem glonów o nitkowatych plechach lub sinic. Glony pokry-

wając dno wiązały nawet kilkumilimetrową warstwę osadów (fot. 13b). W wyniku gromadzenia uwieczonych pęcherzyków gazu maty takie wypływały i unosiły się na powierzchni. Tam były przemieszczane przez wiatr do momentu rozpadu. Z uwagi na niewielką trwałość tego typu tworów czas ich unoszenia na ogół nie był długi i zależał od warunków pogodowych oraz falowania. Był jednak wystarczający do przebycia przez maty całego zbiornika. Analiza makroszczątkowa pobranych z powierzchni ok. 400 cm² takich mat wykazała obecność: 11 nasion



Fot. 13. Maty glonowe budowane głównie przez okrzemki (zbiornik Siemonia), (fot. A. SZYMCZYK):

a, c — pływające maty glonowe, b — formowanie się mat glonowych na dnie zbiornika

Phot. 13. Algal mats built mostly by diatoms (reservoir Siemonia), (phot. A. SZYMCZYK):

a, c — floating mat of algae, b — algal mat formation at the bottom of the reservoir

Mentha sp., 6 owoców i 2 fragmentów łusek owocowych *Betula pendula*, 2 oospor *Chara* sp., 1 nasiona *Eleocharis palustris* i 2 fragmentów pęcherzyków *Carex rostrata* (SZYMCHYK, 2014).

Analiza rozmieszczenia szczątków karpologicznych gatunków szuwarowych i związanych z pasem szuwarów w wierzchnich warstwach osadów badanych zbiorników potwierdziła, że diaspory takich roślin, jak: *Bidens tripartita*, *Scutellaria galericulata*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus sylvaticus*, były skoncentrowane na mniejszym obszarze i na ogół lepiej wskazywały lokalizację stanowisk roślinności macierzystej. Utrzymujące się dłużej na powierzchni wody lub łatwo przemieszczane po dnie owoce i nasiona takich gatunków, jak: *Alisma plantago-aquatica*, *Bulboschoenus maritimus*, *Carex* sp., *Epilobium* sp., *Eupatorium cannabinum*, *Juncus* sp., *Glyceria maxima*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus*, *Sparganium erectum* i *Typha* sp., ulegały na ogół większej dyspersji i odnajdywane były w większej odległości od roślin macierzystych. Jednak znaczne rozproszenie nawet szybko tonących nasion takich gatunków, jak: *Eleocharis palustris*, *Mentha* sp., *Schoenoplectus tabernaemontani* i *S. lacustris*, wynikające z oddziaływania wielu czynników sugeruje, że wskaźnikową dla płatów macierzystej roślinności wartość rozmieszczenia ich diaspor należałoby interpretować ostrożnie, przyjmując, że dopiero ich istotna statystycznie koncentracja może dokładniej odzwierciedlać położenie macierzystych fitocenozy. Sugerują to także A.C. DIEFFENBACHER-KRALL i W.A. HALTEMAN (2000), którzy stwierdzili, że w przypadku *Eleocharis palustris* liczba szczątków karpologicznych w próbach była wyższa w pobliżu roślinności macierzystej. Wprawdzie w przypadku roślin rosnących w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody ograniczenie depozycji szybko tonących diaspor do niewielkiego obszaru jest korzystne z punktu widzenia oceny rozmieszczenia roślinności macierzystej, jednakże jednocześnie zwiększa ryzyko ich niewykrycia w przypadku słabego opróbowania zbiornika. Przy tym ryzyko to, jak wskazują badania, może dodatkowo wzrastać w niewielkich, płytkich zbiornikach z dobrze rozwiniętą roślinnością, która ogranicza dyspersję diaspor. Możliwość rozpraszania diaspor na większym obszarze, charakterystyczna dla gatunków, których diaspory unoszone są przez wodę, roznoszone są przez ptaki lub łatwo przemieszczają się po dnie, sprawia, że są one łatwiejsze do uchwycenia przy słabszym opróbowaniu osadów. W małych, zarośniętych zbiornikach uprzywilejowane są także gatunki charakteryzujące się anemochorycznym sposobem rozsiewania, jak: *Epilobium* sp., *Phragmites australis* i *Typha* sp., które nawet w małych, zarośniętych zbiornikach wykrywane były często w ponad 50% prób (tabela 1—3).

6.3. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych ramienic oraz roślin zanurzonych i o liściach pływających

W przypadku roślin wodnych rozkład szczątków karpologicznych w próbach był inny niż dla roślin szuwarowych. W trzech badanych zbiornikach większość ich diaspor odnaleziona została w próbach centralnej części misy (tabela 1, 3—4), a udział szczątków karpologicznych wahał się w nich od 56,4% w Gliniance Piekary do 83,7% w zbiorniku Z III. Tylko w zbiorniku Z II większość (64,7%) diaspor gatunków wodnych pochodziła z prób brzegowych (tabela 2). Podobne wyniki uzyskali także między innymi: A.C. DIEFFENBACHER-KRALL i W.A. HALTEMAN (2000), Y. ZHAO i in. (2006) oraz A. SZYMCZYK (2012). Za główną, ale nie jedyną przyczynę depozycji większości diaspor tej grupy roślin w centralnych partiach należy uznać, podobnie jak w przypadku roślin szuwarowych, przystosowania do rozsiewania diaspor gatunków reprezentowanych we współczesnych fitocenozach. W przeciwieństwie do roślin szuwarowych, gatunki wodne rzadziej tworzą diaspyry pływające (SCULTHORPE, 1967), co ogranicza zdolności ich migracji i powoduje, że z reguły są one deponowane bliżej roślin macierzystych. Pływające diaspyry najczęściej spotyka się u nymphaeidów zajmujących siedliska, których głębokość na ogół nie przekracza 4 m (HAMBLIN-HART i COX, 1995). W dużych zbiornikach jest to zwykle płytka strefa litoralu w pobliżu brzegu. Transport nasion po powierzchni, zapewniający depozycję większości z nich w optymalnej dla wzrostu płytkiej strefie, jest więc ekologicznie uzasadniony. Pływające diaspyry roślin wodnych, podobnie jak gatunki szuwarowe, prezentują wiele różnych przystosowań pozwalających im utrzymywać się na powierzchni wody. Wśród gatunków stosujących tę strategię jest stwierdzony we wszystkich zbiornikach *Persicaria amphibia*. W analizowanych zbiornikach większość jego szczątków karpologicznych odnajdywana była w próbach brzegowych. W zbiorniku Glinianka Piekary dodatkowo obecne są tworzące pływające diaspyry *Nuphar luteum*, *Nymphaea alba* i *Potamogeton natans*. Ekologia *N. luteum* została bardzo dobrze poznana (GLÜCK, 1924; HAMBLIN-HART i COX, 1995; PADGETT, 2007). Jego nasiona wytwarzają śluz (GLÜCK, 1924), pozwalający im dryfować do 72 godz. z prędkością do 80 m/h (HAMBLIN-HART i COX, 1995), co wystarcza na dopłynięcie do brzegu nawet w dużych zbiornikach. Nasiona *N. luteum* mogą być także przenoszone w oderwanych pływających owocach, co zaobserwowali w jeziorach Gór Salistych K. HAMBLIN-HART i P.A. COX (1995). Podobny sposób rozprzestrzeniania diaspor jak *N. luteum* wykształcił *N. alba* (GLÜCK, 1924; PADGETT, 2007). Jednak znaczna część gatunków wodnych to rośliny, które wytwarzają diaspyry szybko tonące. Należą do nich występujące w badanych zbiornikach: *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Najas marina*, *Zannichellia palustris*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens* i *P. pusillus*. Dwa pozostałe natomiast, obecne we wszystkich zbiornikach *Myriophyllum spicatum* i *Batrachium circinatum*, produkują diaspyry, które tylko krótko utrzymują się na wodzie. Szacuje się, że diaspyry *M. spi-*

catum mogą utrzymywać się na wodzie do kilku godzin (AIKEN i in., 1979), a *B. circinatum* — do kilku dni (THOMPSON, 2005). W przypadku *B. circinatum* jest to wystarczający czas, aby dryfujące owoce zdołały w małych zbiornikach docierać nawet do przeciwnych brzegów i tam osiadać na dnie.

Stwierdzone w próbach brzegowych zbiornika Z II wyższy niż w próbach toni odsetek diaspor roślin wodnych wynikał bezpośrednio z bardzo dużego udziału w zespołach makroszczątków owoców *Batrachium* sp. Ogółem odnaleziono ich tu aż 1 056 szt., co stanowi 41% ogółu diaspor roślin wodnych. Stanowiska *Batrachium* sp. w zbiorniku Z II w większości przypadków koncentrowały się przy brzegu, w zatoczkach lub ich rejonie. Wraz ze zdolnością diaspor do krótkotrwałego unoszenia się na powierzchni wody sprawiało to, że większość z nich była deponowana w próbach brzegowych. Lokalizacja stanowisk w pobliżu brzegu powodowała również, że choć próby ze statystycznie istotną koncentracją owoców zlokalizowane były tu w odległości nawet ponad 15 m od płatów roślinności macierzystej, to największe koncentracje miały miejsce w ich bezpośrednim sąsiedztwie, czego przykładem są próby nr 17, 32 i 34. Dodatkowo wpływ na dużą liczbę diaspor odnalezionych w próbach brzegowych w zbiorniku Z II miała duża koncentracja oospor *Chara* sp. w próbie nr 5, zlokalizowanej we wschodniej części misy zbiornika (schem. 9). Na uwagę zasługuje fakt, że z dużą koncentracją oospor *Chara* sp. (423 szt.) w tym miejscu szła w parze również duża liczba szczątków karpologicznych innych gatunków, jak: *Batrachium* sp., *Potamogeton pectinatus* czy *P. pusillus*. Największej w zbiorniku frekwencji szczątków nie towarzyszyła natomiast roślinność macierzysta. Najbliżej położone zwarte płaty tych gatunków odległe były od miejsca poboru tej próby o ok. 10 m. Tak duża frekwencja diaspor w próbie nr 5 spowodowana była prawdopodobnie jej specyficzną lokalizacją. Miejsce poboru osadów bowiem znajdowało się na końcu wąskiej „zatoczki”, w obrębie dość luźnego płatu *Eleocharietum palustris* ŠENNIKOV 1919. Jak wykazały obserwacje, w wąski kanał wpychane były i gromadziły się pływające fragmenty roślin, w tym z całymi owocostanami. Fragmenty takie mogły być odrywane między innymi przez żerujące ptaki wodne, co obserwowano w zbiorniku Z I (fot. 14) i wzmiankowali dla *Myriophyllum spicatum* A.C. MARTIN i F.M. UHLER (1939).

Dość duży odsetek diaspor gatunków wodnych w próbach brzegowych zbiornika Glinianka Piekary był konsekwencją przede wszystkim znacznego rozprzestrzenienia *N. luteum* we współczesnych fitocenozach (fot. 4b, tabela 4). Pływające nasiona tego gatunku stanowiły 13,8% ogółu diaspor gatunków wodnych i wszystkie odnalezione zostały w próbach brzegowych.

W małych zbiornikach Z I, Z II i Z III, a także w zachodniej części zbiornika Glinianka Piekary wpływ na rozprzestrzenianie się pływających diaspor gatunków wodnych miało, podobnie jak w przypadku gatunków szuwarowych, rozmieszczenie roślinności wynurzanej. Wskazuje na to między innymi rozmieszczenie szczątków karpologicznych *Persicaria amphibia* w zbiornikach Z I, Z II i Z III, które deponowane były albo w obszarze sąsiadującego z roślinami



Fot. 14. Łabędzie nieme *Cygnus olor* żerujące na makrofitych (*Myriophyllum spicatum* i *Potamogeton crispus*) w zbiorniku Z I (fot. A. SZYMCHYK)

Phot. 14. Mute swan *Cygnus olor* feeding on macrophytes (*Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton crispus*) in the reservoir Z I (phot. A. SZYMCHYK)

macierzystymi otwartego lustra wody, jak w próbie nr 12 i 13 w zbiorniku Z II, albo dryfowały dalej i były przechwytywane głównie na granicy zwartych płatów roślin, których pędy sięgały powierzchni. Można to było zaobserwować w próbie nr 5 i 17 w zbiorniku Z III i w zbiorniku Z II, gdzie we wschodniej części misy, w próbie 10, położonej na granicy zwartego płatu *Ceratophyllum submersum*, zanotowano istotną statystycznie koncentrację diaspor pochodzących prawdopodobnie z roślin rosnących na północny zachód od niej. Na szczególną uwagę zasługuje rozmieszczenie diaspor licznego w Gliniance Piekary *N. luteum*. Mimo że jego diaspory mają potencjalną nieograniczoną możliwość przemieszczania się po całym zbiorniku tej wielkości, co analizowana glinianka, wszystkie próby ze statystycznie istotną koncentracją jego nasion znajdowały się w obrębie płatów roślinności macierzystej, w miejscach, gdzie zanotowano największe pokrycie. Taki rozkład sugeruje, że w zwartych dużych płatach *N. luteum* pływające nasiona są skutecznie zatrzymywane pomiędzy jego liśćmi. Tylko nasiona pochodzące z owoców pojawiających się na obrzeżach płatów mogą dryfować dalej, tak jak to było we wschodniej części zbiornika Glinianka Piekary, w próbach nr 4, 9 i 36 (schem. 10). Rozproszenie pojedynczych nasion *N. luteum* w strefie brzegowej zbiornika może być więc charakterystyczne dla pojedynczych rozproszonych w strefie wąskiego litoralu płatów roślin macierzystych. Jak wskazuje przykład szczątków karpologicznych *P. natans* i *Batrachium* sp. w zbiorniku Glinianka Piekary, przez liście *N. luteum* zatrzymywane są nie tylko jego własne nasiona. Skuteczność liści nymfheidów mogących tworzyć zwarte płaty nie tylko w małych zbiornikach będących w terminalnych stadiach rozwoju, ale także w zatokach i wypłytych częściach mis większych zbior-

ników, np. w Gliniance Piekary, dobrze widać również na przykładzie podobnie rozprzestrzeniających się nasion *Nymphaea alba*. Jedyne dwa odnalezione nasiona tego gatunku stwierdzone zostały w płacie roślin macierzystych (próbna nr 20).

Rozmieszczenie mogących utrzymywać się na powierzchni wody kilka dni diaspor *Batrachium* sp. szczególnie w zbiorniku Z I, ale także w zbiorniku Z II miało podobny charakter, jak w przypadku *P. amphibia* i pozostałych gatunków, których nasiona lub owoce mogą utrzymywać się na powierzchni dłuższy czas. Z uwagi na niewielkie rozmiary zbiorników także owoce tego gatunku miały potencjalną możliwość rozprzestrzeniania się po całej misie, a wpływ na ich dyspersję miało rozmieszczenie roślinności wynurzonej. Pokazują to istotne statystycznie koncentracje szczątków *Batrachium* sp. w próbach położonych w sąsiedztwie zwartych płatów roślin, których pędy sięgały powierzchni. Było tak np. w próbie nr 13 i 17 w zbiorniku Z I i w próbach 10 i 28 zbiornika Z II. Bardzo wysoka koncentracja diaspor tego gatunku, kilkakrotnie przekraczająca odnotowaną w innych próbach, ze statystycznie istotną koncentracją stwierdzona w próbach nr 17, 32, i 34 w zbiorniku Z II, wynikała z ich lokalizacji (schem. 4). Wszystkie one pobierane były w bardzo płytkich zatoczkach, w których dużemu pokryciu przez *Batrachium* sp. towarzyszył między innymi *Polygonum lapathifolium* i/lub luźne skupiska *Eleocharis palustris*. Liście i pędy tych roślin oraz obumarłe pędy i liście sąsiadujących roślin szuwarowych (*Typha* sp., *P. australis*) skutecznie blokowały odpływ diaspor i doprowadzały do ich koncentracji. Porównanie rozmieszczenia zwartych płatów roślinności macierzystej z rozmieszczeniem prób ze statystycznie istotną koncentracją szczątków karpologicznych *Batrachium* sp. dowiodło, że w żadnym innym wypadku zarówno w zbiorniku Z I, jak i Z II istotna statystycznie koncentracja jego diaspor nie odzwierciedlała lokalizacji płatów macierzystej roślinności. Związana była natomiast z miejscami, w których możliwe było przechwytywanie diaspor przez roślinność z pływającymi liśćmi lub taką, której pędy sięgają powierzchni wody. W niektórych przypadkach, jak w próbie nr 23 w zbiorniku Z I lub próbach 7, 20, 24, 25 w zbiorniku Z II, mogła być także spowodowana przemieszczaniem się diaspor po dnie i ich gromadzeniem w zagłębieniach.

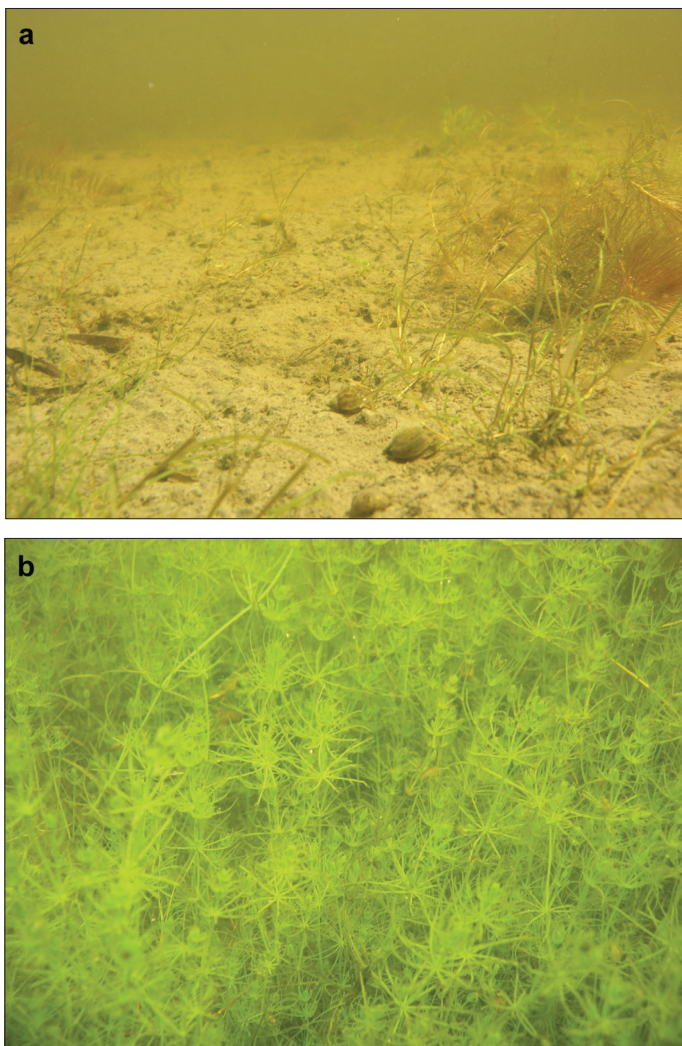
Rozmieszczenie mogących utrzymywać się na powierzchni tylko kilka godzin owoców *Myriophyllum spicatum* (AIKEN i in., 1979), które co wykazały badania prowadzone we Francji (JEAN-BAPTISTE MOURONVAL i in., 2007) mogą być także roznoszone przez ptaki, takie jak łyska *Fulica atra*, było nieco inne niż w przypadku szczątków *Batrachium* sp. Pojedyncze szczątki tego gatunku również były rozproszone niemal po całej niewielkiej misie zbiornika Z I w odległości maksymalnie 5 m od najbliższych roślin (schem. 1), a w zbiorniku Glinianka Piekary — w odległości nawet 10 m od płatów roślinności macierzystej (próbna nr 32, schem. 10). Jednak miejsca ze statystycznie istotną koncentracją ich diaspor na ogół zlokalizowane były w obrębie współczesnych płatów roślin, jak w próbach nr 16 i 22 w zbiorniku Z I i próbach nr 3, 4 i 38 w Gliniance Piekary, i dobrze odzwierciedlały ich lokalizację. W próbach tych zanotowano najwyższe koncentracje diaspor tego gatunku, które odpowiadały

miejscom o największym pokryciu przekraczającym 50%. Istotna statystycznie koncentracja szczątków karpologicznych *M. spicatum* w zwartych płatach roślinności spowodowana była prawdopodobnie ich unieruchamianiem pomiędzy sięgającymi powierzchni pędami. Obserwacje i zawartość próbek pobranych osadów wykazały, że w gęstych płatach *M. spicatum* blokowane były także całe jego owocostany.

Jeszcze lepiej niż diaspory *Myriophyllum spicatum* lokalizację płatów roślinności macierzystej znaczyły nasiona i owoce pozbawione możliwości utrzymywania się na powierzchni wody. Podobnie jak w Green Plantation Pond (ZHAO i in., 2006), najbliżej roślin macierzystych odnajdywano szczątki *Zannichellia palustris* stwierdzone w zbiorniku Z I. Gatunek ten najlepiej odzwierciedlał położenie płatów roślinności macierzystej. Wszystkie próby, w których stwierdzono jego diaspory, znajdowały się w obrębie płatów roślin macierzystych (schem. 1). W przypadku tego gatunku depozycji owoców w pobliżu roślin macierzystych sprzyjała ich specyficzna budowa. Są one zaopatrzone w liczne wypustki, ułatwiające kotwiczenie wśród roślin porastających dno.

Przeprowadzone badania potwierdziły także wcześniejsze doświadczenia (DIEFFENBACHER-KRALL, 2007), które wskazywały, że dobrym markerem dla lokalizacji roślin macierzystych mogą być również koncentracje diaspor *Najas marina*. W badanych zbiornikach większość prób ze szczątkami karpologicznymi tego gatunku odnajdywano przeważnie w odległości mniejszej niż 10 m od roślin macierzystych (w zbiorniku Z III). Jednak wszystkie próby ze statystycznie istotną koncentracją diaspor pobrane zostały nie dalej niż 5 m od roślin, przy czym większość z nich bezpośrednio we współczesnych płatach *Najas marina*. Pojedyncze diaspory odnajdywane dalej niż 10 m od współczesnych roślin (próba nr 15 w zbiorniku Z II i próby nr 16 i 20 w zbiorniku Z III) mogły przemieszczać się po słabiej zarośniętym dnie na skutek mikroprądów wywoływanych aktywnością ryb i ptaków oraz osiadać w zagłębieniach dna; mogły również migrować po powierzchni wraz z oderwanymi fragmentami roślin (fot. 14) lub być przenoszone przez ptaki i wydalane z ich kałem. Dobrze lokalizację płatów roślinności macierzystej znaczyły także szczątki karpologiczne *Ceratophyllum submersum* w zbiornikach Z I, Z II i Z III i *Ceratophyllum demersum* w Gliniance Piekary. Wprawdzie pojedyncze owoce tych gatunków znajdowano, podobnie jak w przypadku *Najas marina*, do 10 m od płatów roślinności macierzystej (próba nr 25 w zbiorniku Z I), jednak ich niewielkie (do 6 szt. w próbie), ale maksymalne stwierdzone koncentracje znajdowały się w obrębie płatów współczesnej roślinności (próba nr 8 w zbiorniku Z II i próby nr 5 i 21 w zbiorniku Z III). Z jednej strony ograniczeniu migracji diaspor tych gatunków sprzyjał ich brak zdolności do utrzymywania się na powierzchni wody, z drugiej zaś gatunki te są pleustofitami i ich pędy wraz z owocami mogą przemieszczać się w zbiorniku.

W grupie gatunków z rodzaju *Potamogeton* najbliżej roślin macierzystych odnajdywane były resztki nieprzystosowanych do dłuższego utrzymywania się na wodzie owoców *Potamogeton cirispus* i *P. lucens*. Spośród tych dwu gatun-



Fot. 15. Różny stopień porośnięcia dna (fot. A. SZYMCZYK):

a — słabo porośnięte dno w zbiorniku Z II (*Potamogeton pusillus* i *Ceratophyllum submersum*), **b** — całkowicie porośnięte dno w zbiorniku Z I (fitocenozy *Chara* sp.)

Phot. 15. Different levels of overgrown bottom (phot. A. SZYMCZYK):

a — poorly covered the bottom in the reservoir Z II (*Potamogeton pusillus* and *Ceratophyllum submersum*), **b** — completely covered the bottom in the reservoir Z I (phytocenosis of *Chara* sp.)

ków bliżej roślin macierzystych deponowane były owoce *P. crispus*. W zbiorniku Glinianka Piekary odnajdywano je maksymalnie w odległości 10 m od najbliższych roślin (próba nr 3). Maksymalna koncentracja diaspor tego gatunku stwierdzona w próbie nr 51 w zbiorniku Glinianka Piekary spowodowana była nagromadzeniem szczątków karpologicznych w zagłębieniu dna (schem. 10). Do tak dużej koncentracji mogło dojść na skutek przemieszczania się diaspor po dość stromych stokach zagłębienia i aktywności ryb powodującej mikroprądy.

Dalej od współczesnych roślin pogrzebane były szczątki karpologiczne *Potamogeton lucens*. Wprawdzie wszystkie próby ze statystycznie istotną koncentracją diaspor tego gatunku odnajdywano wśród roślin macierzystych, często w miejscach o największym pokryciu (próby nr 44, 48 w zbiorniku Glinianka Piekary), jednak pojedyncze diaspory stwierdzone zostały w tym samym zagłębieniu dna, co wiele szczątków *P. crispus*, w odległości 20 m od najbliższych roślin (schem. 10). Przy tym na większości arealu zajętego przez ten gatunek migracji diaspor po dnie zapobiegać mogła gęsta roślinność w sąsiedztwie osobników macierzystych. W zbiorniku Z III większość prób ze statystycznie istotną koncentracją szczątków *P. lucens* zlokalizowana była poza płatami roślinności macierzystej, najczęściej w odległości 5 m od nich (schem. 7). Z uwagi na ukształtowanie dna i gęstą roślinność w zbiorniku i w tym wypadku trudno wytłumaczyć, w jaki sposób diaspory tego gatunku deponowane były w odległości prawie 20 m od współczesnych roślin (schem. 7). Wyjaśnieniem może być przemieszczanie całych oderwanych przez ptaki wodne fragmentów roślin z owocostanami lub wydalanie szczątków owoców wraz z odchodami gnieźdzących się tu łyszek *Fulica atra*.

Owoce *Potamogeton pectinatus* i *P. pusillus*, podobnie jak *C. demersum*, *C. submersum* i *N. marina*, nie są przystosowane do pływania po powierzchni wody i szybko toną. Mimo to w zbiornikach Z I i Z II większość ze znalezionych endokarpów tych gatunków stwierdzono w próbach zlokalizowanych w strefie brzegowej (schem. 1 i 4). Tylko w zbiorniku Z III większość szczątków karpologicznych tych gatunków zdeponowana została w próbach centralnej części zbiornika (schem. 7). O ile sytuację taką w zbiorniku Z I może tłumaczyć lokalizacja płatów roślin macierzystych, które w przypadku obu gatunków koncentrowały się w pobliżu brzegu w północno-zachodniej części misy, o tyle w zbiorniku Z II największe zagęszczenie *P. pusillus* i *P. pectinatus* zanotowano w jej centralnej części. Jednocześnie w przypadku obu gatunków większość prób ze statystycznie istotną koncentracją diaspor, w tym próby o maksymalnej koncentracji (nr 5 i 17), znajdowała się tam w strefie brzegowej. Podobnie jak w przypadku zbiornika, który badał L. KAUTSKY (1990), mogło to być spowodowane dryfowaniem po powierzchni oderwanych fragmentów roślin *P. pectinatus* z całymi owocostanami, które były osadzane przy brzegu. Jest to tym bardziej prawdopodobne, że na gatunku tym chętnie żerują ptaki (PRESTON, 1995). Mechanizm taki możliwy jest także dla *P. pusillus*. Potwierdzeniem tej tezy może być gromadzenie się wyjątkowo dużej liczby diaspor tych gatunków w zatoczkach i miejscach osłoniętych, gdzie mogły być spychane (schem. 4). Większe niż w przypadku *C. demersum*, *C. submersum*, *M. spicatum* i *N. marina* rozproszenie szczątków *P. pusillus* i *P. pectinatus* słabiej znaczyło lokalizację płatów roślin macierzystych. Wszystkie próby ze statystycznie istotną koncentracją ich szczątków karpologicznych zarówno w zbiorniku Z I, jak i w zbiorniku Z II zlokalizowane były poza miejscami o największym zagęszczeniu tych roślin (schem. 1 i 4). Jednocześnie w miejscach ich największego zagęszczenia w obu zbiornikach wcale nie odnotowywano ich szczątków. Maksymalna odległość prób ze szczątkami

od najbliższych roślin macierzystych wynosiła w zbiorniku Z II w przypadku w *P. pectinatus* 20 m, a w przypadku *P. pusillus* 15 m. Mniejsze niż w zbiorniku Z II rozproszenie szczątków *P. pectinatus* i *P. pusillus* w zbiornikach Z I i Z III spowodowane było zapewne gęstą roślinnością, która zapobiegała rozprzestrzenianiu pojedynczych endokarpów lub całych fragmentów owocostanów.

Oospory *Chara* sp. we wszystkich badanych zbiornikach, w tym także w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCHYK, 2012), były stosunkowo mocno rozproszone po całych misach. W większym zbiorniku Glinianka Piekary pojedyncze oospory odnajdywano w próbach odległych od najbliższych roślin nawet o ok. 30 m (schem. 10). W mniejszych zbiornikach Z I, Z II i Z III ich rozprzestrzenienie ograniczały tylko zwarte płyty *C. submersum*. Dobrze ilustruje to brak oospor w północnej części zbiornika Z III (schem. 7) i południowej części zbiornika Z II (schem. 4) opanowanych przez ten gatunek. Oospor nie odnajdywano także w osadach zalegających na fragmentach dna położonych wyżej w stosunku do współczesnej roślinności. Dość często natomiast znajdowano je poniżej płatów roślin macierzystych. Dowodzi to, że drobne oospory miały raczej tendencje do przemieszczania się do głębszych partii zbiornika. Tendencję taką obserwowano także w przypadku szybko tonących diaspor *P. crispus*, *P. lucens* i *N. marina*. Na podobne zjawisko migracji diaspor w głąb zbiornika zwrócili także uwagę A.C. DIEFFENBACHER-KRALL i W.A. HALTEMAN (2000).

W badanych zbiornikach, a także w zbiorniku w Sławkowie niejednokrotnie nawet próby ze statystycznie istotną koncentracją oospor stwierdzano w miejscach, w których współcześnie nie było roślinności macierzystej. Jednak podobnie jak w badaniach z płytkiego jeziora Veluwemeer (VAN DEN BERG, 1999) czy Green Plantation Pond (ZHAO i in., 2006), znacznie podwyższona ich koncentracja w osadzie (powyżej 100/100 cm³) we wszystkich zbiornikach notowana była tylko w miejscach współczesnego występowania tych glonów (schem. 1, 4 i 7). Potwierdza to sygnalizowane przez Y. ZHAO i in. (2006) wskaźnikowe znaczenie dla lokalizacji macierzystych fitocenoz tylko istotnie podwyższonej koncentracji oospor. Na duże rozproszenie oospor wpływ mają ich niewielkie rozmiary i niska masa. Dzięki nim, szczególnie w płytkich zbiornikach, jak badane, mogą być łatwo przemieszczane po pozbawionym roślin dnie, wskutek niewielkich ruchów wody wywołanych aktywnością kaczek lub ryb. Mogą być również przenoszone i później wydalone przez żerujące na glonach ptaki, takie jak: *Anas platyrhynchos*, *Fulica atra*, *Gallinula chloropus* czy *Cygnus olor* (np.: PROCTOR, 1959; POLLUX i in., 2005; O'HARE i in., 2007; GREEN i in., 2008).

6.4. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych drzew i krzewów

Większość nasion i owoców drzew i krzewów deponowana była w strefie brzegowej. Tendencję tę odnotowano w trzech z czterech badanych zbiorników.

Podobny trend zaobserwowano także w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). Odsetek znajdujących w próbach strefy brzegowej diaspor drzew i krzewów był największy w zbiorniku Z I i wynosił 28,6%. Wśród szczątków karpologicznych tej grupy roślin wszędzie generalnie dominowały diaspory gatunków anemochorycznych, jak: *Betula pendula*, *Populus* sp. czy *Salix* sp., które mogły przenosić się na większe odległości ponad szerokim pasem szuwarów. Przyczyną koncentracji większości diaspor anemochorycznych drzew i krzewów w osadach strefy brzegowej jest ich budowa, umożliwiającą im unoszenie się na powierzchni wody. Pływające diaspory drzew, o ile nie zostały przechwycone przez wynurzoną roślinność i nie opadły w obrębie jej płatów, czego przykładem jest istotna statystycznie koncentracja owoców *Betula pendula* np. w próbach nr 3, 7, 38, 54 w zbiorniku Glinianka Piekary (schem. 12) lub próbach 8 i 10 w zbiorniku Z II (schem. 6), dryfowały do brzegu, gdzie były deponowane. Na podobną tendencję do koncentracji owoców *B. pendula* w strefie brzegowej wskazywali już T. KOFF i E. VANDEL (2008) w estońskich jeziorach Juusa i Viitna, a wcześniej także inni autorzy (np. BIRKS, 1980; WAINMAN i MATHEWES, 1990). Tylko koncentrację w zagłębieniach dna w Gliniance Piekary (próba nr 30, schem. 12) i w zbiorniku Z I (próba nr 16, schem. 6) częściowo tłumaczyć można przemieszczaniem owoców po dnie, spowodowanym mikroprądami wywoływanymi przez pływające ryby i ich żerowanie.

Wyniki przeprowadzonych badań wskazują, że zdolność do utrzymywania się na powierzchni wody i możliwość opadania potencjalnie w obrębie całej tafli wody powoduje, że rozkład szczątków karpologicznych anemochorycznych gatunków drzew może różnić się w zależności od wielkości zbiornika i głębokości, która decyduje o stopniu porośnięcia jego tafli roślinnością. Przykład Glinianki Piekary, w której aż 71,4% nasion i owoców drzew i krzewów odnaleziono w próbach strefy brzegowej, dowodzi, że w większych, głębszych zbiornikach w pobliżu brzegu deponowana jest większość diaspor drzew dostarczanych do misy. W strefie tej zlokalizowana była także większość prób o statystycznie istotnej koncentracji diaspor. W zbiornikach bardzo płytkich i małych, jak zbiorniki Z I, Z II i Z III czy zbiornik w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), nasiona te mogą być przechwytywane przez roślinność i tonąć w obrębie całej tafli (schem. 3, 6 i 9). Sprawia to, że ich rozkład w misie jest bardziej równomierny. Na przykład w zbiorniku Z I 64,8% nasion zdeponowane zostało w strefie brzegowej, ale istotne statystycznie koncentracje notowane były także w płatach roślinności wodnej w centralnej części misy (schem. 3), w zbiorniku Z II w pobliżu brzegu odnaleziono tylko 60% diaspor, a w przypadku najbardziej porośniętego zbiornika Z III nawet większość szczątków karpologicznych drzew (68,4%) zlokalizowana została w centralnych partiach misy. Oczywiście, rozkład nasion w misie zależy także od położenia względem niej drzew macierzystych, ich wysokości i od odległości, na jaką mogą być przenoszone nasiona i owoce. Zależności te dobrze widać na przykładzie brzozy, której owocki, podobnie jak w wielu innych zbiornikach (np.: BIRKS, 1973; SZYMCZYK, 2012; KOFF i VANDEL, 2008), dominowały wśród odnajdywanych diaspor drzew. Rozmieszczenie

owocujących drzew w sąsiedztwie badanych zbiorników i lokalizacja odnajdywanych w osadach owoców tego gatunku wskazują, że z drzew o wysokości 7–9 m przemieszczane były one ponad szuwarami na odległość co najmniej 25 m. W zbiorniku Z II najbliższe drzewa, z których mogły pochodzić owocki, rosły w odległości 20 m i były oddzielone od taflı wody szerokim 15 m pasem szuwarów, a w zbiorniku Z III oddalone były o 25 m, w tym oddzielone 10 m pasem szuwaru. Podsumowując, analiza rozmieszczenia drzew w zbiornikach Z II i Z III oraz lokalizacji szczątków karpologicznych dowiodła, że odnajdywane w osadach owoce brzozy pochodziły najprawdopodobniej z drzew rosnących w odległości 25 m lub nieco większej. Jednocześnie okazało się, że dystans 70 m był już dla nich niemożliwy do przebycia. Na podobne odległości wskazują rezultaty badań przeprowadzonych w zbiorniku w Sławkowie, gdzie owocki brzozy odnalezione w osadach pochodziły najprawdopodobniej tylko z drzew rosnących po zachodniej i południowej stronie zbiornika, w odległości od 10 m do 35 m. Nie przedostawały się natomiast od strony wschodniej, gdzie otwartą taflę wody oddzielał od najbliższych drzew dystans ok. 50 m, w tym pas szerokiego szuwaru (SZYMCHYK, 2012).

Cieńsze łuski owocowe *B. pendula* odnajdywane były tylko w zbiornikach Glinianka Piekary i Z I, gdzie macierzyste drzewa rosły przy samym brzegu. Ich brak w osadach zbiorników Z II i Z III, gdzie najbliższe z drzew rosły w odległości 20 m od zbiornika, sugeruje, że dystans ten był dla łusek zbyt duży do pokonania. Słabą zdolność łusek owocowych do przemieszczania się w powietrzu potwierdza ich rozmieszczenie w osadach zbiornika Z I. Odnaleziono je tam tylko w dwu próbach, zlokalizowanych w bezpośrednim sąsiedztwie drzew rosnących przy brzegu, w wąskiej zatoce, która uniemożliwiła im dalsze przemieszczanie się po powierzchni wody. Duża zdolność do utrzymywania się na powierzchni wody powoduje, że łuski owocowe w większych zbiornikach, jak w Gliniance Piekary, rozmieszczone są według podobnego schematu, jak owocki. Większość z nich odnajdywano w próbach brzegowych, niemniej zdolność do utrzymywania się na powierzchni powodowała, że istotnie statystycznie ich koncentracje na skutek przechwytywania przez roślinność odnajdywano także w próbach oddalonych od brzegu.

Jak wskazują obserwacje, opatrzone włoskami nasiona wierzby *Salix* i topól *Populus* mają teoretycznie możliwość przemieszczania się z wiatrem na znacznie większe odległości i mogą reprezentować w osadach drzewa rosnące dalej od misy zbiornika niż w przypadku owoców *B. pendula*. W badanych zbiornikach, z uwagi na rozmieszczenie i dużą liczbę drzew wierzby i topoli rosnących blisko brzegu, nie można było jednak określić lokalizacji roślin macierzystych znajdowanych w osadach szczątków karpologicznych. Jedynie w przypadku zbiornika Z II wierzby mogące być potencjalnym źródłem szczątków karpologicznych rosły dalej od lustra wody. Odległość ta była jednak niewielka i wynosiła ok. 10 m. Dalej od lustra wody rosły topole *Populus tremula*, mogące być źródłem nasion w osadach. W zbiorniku Z III odległość w przypadku tego gatunku wynosiła ok. 40 m. Jak wskazują obserwacje, zarówno odległość 10 m w przypadku

Salix, jak i 40 m w przypadku *Populus* są znacznie mniejsze niż dystans, na jaki z wiatrem mogą być przemieszczane nasiona tych gatunków.

Podobnie jak w przypadku brzozy, na mniejsze odległości transportowane były fragmenty owoców *Salix* sp. Ich obecność w osadach zbiornika Z II świadczy o tym, że minimalny dystans, na jaki mogą być przemieszczane z wiatrem, liczy 10 m. Na podstawie niniejszych badań nie można było jednak wyznaczyć maksymalnej odległości, na jaką mogą być transportowane. Brak fragmentów owoców w osadach zbiornika Z III i Glinianka Piekary, w których wierzby rosły bezpośrednio przy brzegu, sugeruje, że na ich obecność wywierają wpływ nie tylko ograniczenia transportu. Rozmieszczenie fragmentów owoców *Salix* w osadach zbiornika Z I w stosunku do lokalizacji rosnących tam wierzb pozwala jednak przypuszczać, że dystans, na jaki mogą być transportowane, w niewielkim stopniu przekracza 10 m. Wszystkie próby, w których stwierdzono łuski owocowe tego rodzaju, znajdowały się tam w odległości mniejszej niż 10 m od potencjalnych roślin macierzystych.

Cieęższe nasiona zaopatrzone w aparat służący spowalnianiu opadania takich gatunków, jak *Pinus sylvestris* i *Tilia cordata* odnajdywane były w osadach badanych zbiorników sporadycznie (tabela 4, schem. 12). Szczególnie trudno, być może tylko przypadkowym zawleczeniem przez ptaki, zwierzęta lub ludzi, wyjaśnić można obecność w zbiorniku Z III szczątków karpologicznych *Tilia* sp., dla których rośliną macierzystą mogło być drzewo rosnące w odległości ok. 40 m od zbiornika. W przypadku *Pinus sylvestris* z kolei zaskakuje brak większej liczby szczątków karpologicznych w osadach zbiornika Glinianka Piekary. Lokalizacja próby ze szczątkami jedyne go nasiona tego gatunku w obrębie płatu *N. luteum* sugeruje, że roślinami macierzystymi mogły być w tym przypadku tylko drzewa rosnące na północnym brzegu Glinianki Piekary, w odległości mniejszej niż 10 m od lustra wody. W przypadku *Alnus glutinosa*, której owocki mogą długo utrzymywać się na powierzchni wody (GUPPY, 1906), ale mają ograniczone możliwości przemieszczania się wraz z wiatrem, lokalizacja w płacie *N. luteum* jedynej próby, w której była reprezentowana, i rozmieszczenie drzew nie pozwala na jednoznaczne określenie lokalizacji roślin macierzystych. Przyjmując nawet, co mniej prawdopodobne, że odnaleziony owoc olszy czarnej pochodzi z roślin rosnących na południowym brzegu, odległość od potencjalnych drzew macierzystych jest i tak niewielka i wynosi ok. 15 m. Ograniczenia w rozprzestrzenianiu owoców tego gatunku dobrze widoczne były w zbiorniku w Sławkowie (SZYM CZYK, 2012), w przypadku którego autor sugerował, że odnajdywane owocki pochodziły z drzew rosnących nad samą wodą, a nie mogły przedostawać się tam z drzew oddalonych o ok. 85 m. Mało prawdopodobne, choć możliwe jest także, że tak słaba reprezentacja *A. glutinosa* w osadach zbiornika Glinianka Piekary mogła być spowodowana obserwowaną przez autora w innych zbiornikach segregacją pływających diaspor (fot. 16) i ich koncentracją na niewielkim obszarze, na którym nie pobierano prób, np. bliżej brzegu, w głębi szuwarów, gdzie mogły być spychane.

Obecność w zespołach makroszczątków reprezentacji takich rosnących w sąsiedztwie badanych zbiorników gatunków, jak *Sambucus nigra* (w odległości



Fot. 16. Segregacja pływających owoców *Alnus glutinosa* przy brzegu w zbiorniku Siemonia (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 16. Segregation of floating fruit of *Alnus glutinosa* at the shore in the reservoir Siemonia (phot. A. SZYMCZYK)

min. 20 m od próby z nasionami) i *Rubus* sp. (w odległości 10 m od próby z nasionami), podobnie jak w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), najłatwiej wytłumaczyć żerowaniem ptaków, w tym najpospolitszych, jak kos *Turdus merula* czy kwiczoł *Turdus pilaris*, mogących przenosić ich owoce ponad pasem szuwarów w całości bądź wydalać nasiona wraz z kałem.

6.5. Rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin siedlisk terestrycznych

W poszczególnych badanych zbiornikach udział szczątków karpologicznych roślin terestrycznych w próbach brzegowych i próbach centralnych partii mis był zróżnicowany. W zbiornikach Z I i Glinianka Piekary większość szczątków tej grupy odnaleziono w próbach brzegowych, natomiast w zbiornikach Z II i Z III większość z nich zdeponowana została w centralnych partiach misy. Generalnie rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin terestrycznych

w osadach zależało, podobnie jak w przypadku pozostałych grup roślin, głównie od zdolności ich diaspor do unoszenia się na powierzchni wody i od sposobu ich transportu do misy. Dla znacznej części gatunków, szczególnie rosnących poza misą zbiornika, głównymi wektorami transportu były wiatr i zwierzęta.

W małych, płytkich zbiornikach Z I, Z II i Z III najdalej od roślin macierzystych odnajdywano szczątki karpologiczne *Agrimonia eupatoria* (w zbiorniku Z I stanowiska w odległości ok. 90 m od lustra wody), *Viola* sp. (we wszystkich trzech zbiornikach stanowiska w odległości ok. 80 m od lustra wody), *Centaurea scabiosa* (w zbiorniku Z II stanowiska w odległości ok. 65 m od lustra wody) i *Cardaminopsis arenosa* (stanowiska w odległości ok. 55 m od lustra wody). W zbiorniku Glinianka Piekary gatunkiem, którego nasiona odnaleziono najdalej, była *Artemisia vulgaris* (stanowiska w odległości ok. 80 m od zbiornika). Stanowiska tych gatunków we wszystkich zbiornikach z reguły znajdowały się poza szerokim pasem szuwaru, który jak wskazują badania w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) może stanowić skuteczny bufor przechwytyjący diaspory, które potencjalnie mogłyby dostawać się do zbiornika wraz ze spływem powierzchniowym. Wykluczając ten sposób transportu, należy przyjąć, że diaspory tych gatunków dostały się do zbiornika za pośrednictwem wiatru lub zwierząt, w tym przede wszystkim ptaków. W obrębie zbiornika niewielkie diaspory tych gatunków mogły być dodatkowo przemieszczane po dnie. Niewielka liczba diaspor *Cardaminopsis arenosa* i *Artemisia vulgaris* i ich dość przypadkowe rozmieszczenie w osadach badanych zbiorników nie pozwalają zaobserwować trendów w rozmieszczeniu. Większość owoców *Centaurea scabiosa* odnajdywana była w próbach brzegowych lub na granicy płatów roślinności wynurzonej, co mogłoby sugerować, że dostały się do zbiornika raczej z wiatrem. Obecne w zespołach makroszczątków trzech małych zbiorników Z I, Z II i Z III myrmekochoryczne nasiona *Viola* sp. (WILLSON, 1993; ARONNE i WILCOCK, 1994) mogły być zawlekane w pobliże zbiornika przez mrówki. W przypadku europejskich gatunków roślin dystans takiego transportu rzadko przekracza 10 m (VITTOZ i ENGLER, 2007), jednak niektórzy badacze wydłużają go nawet do ponad 70 m (MÜLLER-SCHNEIDER, 1983), co teoretycznie byłoby wystarczające dla dostarczenia nasion w pobliże lustra wody, w miejsca podsuszone, pozbawione roślinności szuwarowej i dostępne dla mrówek. Jednak rozkład nasion w misach zbiorników: Z I (próba nr 29), gdzie wszystkie były skoncentrowane w jednej próbie, i Z II, gdzie 3 z 4 nasion odnaleziono w pojedynczej próbie (nr 1), sugeruje, że przynajmniej część z odnalezionych diaspor dostała się do osadów wraz z kałem ptaków. Za najbardziej prawdopodobną drogę transportu epizoochorycznych (FISCHER i in., 1996) nasion *Agrimonia eupatoria* należy natomiast przyjąć zawleczenie na piórach drobnych ptaków.

Na znaczne odległości przenoszone były także diaspory: *Centaurea stoebe*, *Crepis* sp., *Echium vulgare*, *Galium aparine*, *G. verum*, *Matricaria chamomilla*, *Papaver* sp., *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*, *Urtica dioica* i *Valeriana officinalis*. Ich stanowiska znajdowały się w odległości od kilku do 50 m od zbiornika. Dla części z nich najbardziej prawdopodobnym wektorem transportu były

zwierzęta. Przykładem są gatunki z rodzaju *Galium* i *Silene*, a także *E. vulgare* i *Medicago lupulina*. Diaspory takich gatunków, jak: *C. stoebe*, *Crepis* sp., *Taraxacum officinale* czy *Valeriana officinalis*, przenoszone do zbiornika były najprawdopodobniej wraz z wiatrem. Spośród szczątków roślin terestrycznych trudno jedynie wyjaśnić obecność nasiona *Papaver* sp. w osadach zbiornika Z III. Podobnie było w przypadku grupy roślin, których stanowiska znajdowały się w odległości od 50 m do 100 m od zbiornika. Niewielka liczba reprezentujących je diaspor i ich przypadkowe rozmieszczenie w osadach nie pozwalają w przypadku większości gatunków na ocenę trendów w rozmieszczeniu. Liczniejsze lekkie, lotne i mogące utrzymywać się na wodzie diaspor *T. officinale* i *T. vulgare* obecne w Gliniance Piekary oraz w zbiorniku Z I koncentrowały się w większości, wbrew oczekiwaniom, w osadach centralnych partii mis. Działo się tak zapewne na skutek przechwytywania dryfujących diaspor przez płyty roślinności pływającej. Dowodem może być obecność ponad 50% odnalezionych w zbiorniku Glinianka Piekary nasion *T. officinale* w jednej próbie (nr 44), zlokalizowanej w płatach *P. lucens*.

Również dość liczne w zbiorniku Z I szczątki karpologiczne *Silene* sp., dla których roślinność macierzysta rosła w odległości ok. 20 m od misy, koncentrowały się przede wszystkim w próbach toni (58,8%). W próbach tych odnajdywano także ich istotne statystycznie koncentracje. Podobnie było w zbiornikach Z II i Z III, gdzie szczątki karpologiczne *Silene* sp., których rośliny macierzyste rosły w obrębie misy zbiornika, deponowane były przede wszystkim w centralnych partiach mis (tabela 2 i 3). Taki rozkład diaspor tego rodzaju sugeruje, że nasiona mogły dostawać się do zbiorników za pośrednictwem ptaków. Na uwagę zasługuje również lokalizacja prób zawierających niewielkie i lekkie nasiona *Urtica dioica*. Odnajdywano je w zbiorniku Z II tylko w jego najgłębszych partiach, co sugeruje, że zanim ostatecznie zostały uwiecznione w osadach, były przemieszczane po dnie.

Gatunki rosnące w obrębie mis zbiorników, nieprzystosowane do rozsiewania za pomocą wiatru, w wielu przypadkach mogły być przede wszystkim zmywane do zbiornika wraz z deszczem. Szczególnie małe i lekkie diaspor mogły być także dalej przemieszczane po dnie. Dotyczy to głównie nasion *Plantago major* i *P. lanceolata*, których większość we wszystkich zbiornikach deponowana była w centralnych partiach mis, w lokalnych niewielkich zagłębieniach i przy płatach zwartej roślinności podwodnej.

Wyjątkowa, bardzo duża koncentracja 168 sztuk nasion *P. major* w próbie 19, zlokalizowanej w obrębie płaskiego i słabo zarośniętego dna zbiornika Z II, sugerować może, że nasiona te dostały się do zbiornika wraz z odchodami ptaków. Duża liczba nasion w tym miejscu mogła być także efektem pogrzebania w osadach całego owocostanu. Często w osadach odnajdywano również nasiona *Stellaria media* oraz *S. uliginosa*. W małych zbiornikach Z I, Z II i Z III gatunki te występowały niejednokrotnie przy samym lustrze wody, jak w zbiorniku Z II, gdzie *S. media* miejscami rosła w zamulonych, czasem podsychających miejscach na skraju szuwarów. Dlatego, mimo że są to gatunki, dla których wektorem rozprzestrzeniania diaspor również mogą być zwierzęta, należy przyjąć, że przynajmniej większość ich nasion dostała się do osadów na



Fot. 17. Owocujące rośliny w zbiorowiskach ruderalnych u podnóża hałdy w rejonie zbiornika Z I (fot. A. SZYM CZYK)

Phot. 17. Fruiting plants in ruderal plant communities at the foot of heaps in the area of reservoir Z I (phot. A. SZYM CZYK)

skutek splukiwania przez deszcz. Rozmieszczenie szczątków rodzaju *Stellaria* głównie w centralnych częściach misy sugeruje, że podobnie jak w przypadku szczątków karpologicznych *P. major*, drobne nasiona mogły być przemieszczane po dnie w kierunku głębszych partii zbiorników.

Prawdopodobnie w podobny sposób do zbiorników dostawały się dość licznie odnajdywane w osadach diasporę *Ranunculus* sp. Potwierdzeniem tego może być ich nagromadzenie w północnej części zbiornika Z I, gdzie znajdowały się stanowiska roślin macierzystych, którymi były płaty *R. repens*. Także w zbiorniku Z II próby o najwyższej statystycznie istotnej koncentracji diaspor *Ranunculus* sp. znajdowały się w tych częściach misy, w których na brzegu rosły rośliny macierzyste. Depozycję większości szczątków karpologicznych w centralnych partiach mis należy tłumaczyć przemieszczaniem się diaspor po dnie. Świadczy o tym ich obecność głównie w próbach zlokalizowanych na granicy płatów roślinności zanurzonej, która prawdopodobnie przechwytywała nasiona i w zagłębieniach dna.

Inaczej wyglądało rozmieszczenie często spotykanych w osadach szczątków karpologicznych *Rumex crispus*, którego owoce mogą unosić się na powierzchni wody. Gatunek ten jest dość tolerancyjny wobec wilgotności podłoża i zasiedla

różne siedliska. Częściej rośnie w miejscach podsuszonych, jednak w rejonie badanych zbiorników występuje często przy brzegu, nad samą wodą, zastępując mniej liczny, niereprezentowany w zespołach makroszczątków, a typowy dla takich siedlisk *Rumex hydrolaphatum*. Z uwagi na zajmowane siedliska, mimo że owoce *R. crispus* są często rozsiewane również przez ptaki (VAN LEEUWEN i in., 2012), należy przyjąć, że dostawały się one do zbiornika przede wszystkim bezpośrednio w trakcie opadania do wody. W większym zbiorniku Glinianka Piekary i najmniej zarośniętym małym zbiorniku Z II ponad 80% diaspor tego gatunku deponowana była w próbach strefy brzegowej. Natomiast w zbiornikach Z I i Z III, gdzie pędy roślin zanurzonych w wielu miejscach sięgały powierzchni wody, większość szczątków karpologicznych *R. crispus* zdeponowana została w centralnych partiach misy (tabela 1 i 3). Statystycznie istotne koncentracje diaspor odnotowywano często w próbach zlokalizowanych na granicy płatów roślin, których pędy sięgały powierzchni wody. Należy to wiązać ze zdolnością orzeszków *R. crispus* do utrzymywania się na powierzchni wody.

Dostające się do zbiornika najprawdopodobniej bezpośrednio i ze spływającą wodą liczne ziarniaki *Poaceae*, opadając na wodę, mogą przez jakiś czas dryfować po jej powierzchni. Jednak w badanych zbiornikach nie wykazywały one wyraźnej tendencji do gromadzenia się w strefie brzegu (tabela 1—4 i 13). Tylko w zbiorniku Glinianka Piekary 52,5% ich szczątków karpologicznych odnalezionych zostało w próbach strefy brzegowej, choć i tu w próbach toni, szczególnie w płatach wynurzającej się roślinności, odnotowywano istotną statystycznie koncentrację diaspor. Sytuację taką zapewne częściowo przypisać można niewielkim rozmiarom i masie diaspor *Poaceae*, które sprawiają, że są one podatne na przemieszczanie się w obrębie dna zbiornika i gromadzenie się w jego głębszych partiach, jak w próbach nr 7, 8 i 10 w zbiorniku Z II, próbie nr 33 w zbiorniku Z I i próbie nr 44 w Gliniance Piekary, gdzie odnotowano ich istotną statystycznie koncentrację.

Wśród diaspor, które nie mogły dostać się do zbiornika za pośrednictwem wiatru, zaskakuje duża liczba szczątków karpologicznych gatunków z rodzaju *Melilotus* sp. i *Trifolium* sp. w zbiorniku Glinianka Piekary oraz *Melilotus* sp. w zbiorniku Z I. Większość szczątków karpologicznych tych roślin odnajdywana była w centralnych partiach zbiornika. O ile w Gliniance Piekary znaczną liczbę diaspor *Trifolium* sp. i *Melilotus* sp. przypisać należy raczej żerowaniu ptaków, w tym nawet kaczek, o tyle w zbiorniku Z I rozmieszczenie prób ze szczątkami karpologicznymi *Melilotus* sp. wskazuje, że przynajmniej część z nich dostała się do niego bezpośrednio z roślin rosnących na brzegu.

Podobnie zaskakująca jest duża liczba szczątków karpologicznych *Daucus carota* tylko sporadycznie spotykanych w osadach dawnych zbiorników i na stanowiskach archeologicznych (MUELLER-BIENIEK, 2010). Odnaleziono je w zbiorniku Glinianka Piekary i w zbiorniku Z I. Pochodziły z roślin rosnących w obrębie misy zbiornika, a ich rozmieszczenie świadczy o tym, że mogły dostać się do osadów głównie za pośrednictwem zwierząt (fot. 5 i 18). Nasiona tego gatunku w zbiorniku Z I wystąpiły w podobnej liczbie prób brzegowych i prób



Fot. 18. Epizoochoryczna *Daucus carota* w okolicy zbiornika Z I (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 18. Epizoochorous *Daucus carota* in the area reservoir Z I (phot. A. SZYMCZYK)

toni. Również próby z istotną statystycznie koncentracją szczątków karpologicznych tego gatunku zlokalizowane były zarówno w strefie brzegowej, jak i w centralnych partiach mis.

Nasiona anemochorycznych gatunków, takich jak np.: *Cirsium* sp., *Hieracium pilosella*, *Solidago* sp., *Sonchus* sp., najczęściej dostawały się do zbiorników wraz z wiatrem i deponowane były przede wszystkim w próbach zlokalizowanych w strefie brzegowej. Potwierdza to rozmieszczenie ich szczątków w obrębie mis zbiorników. Szczególnie dobrze widać to na przykładzie licznych w osadach szczątków karpologicznych *Cirsium* sp., ponieważ aparat lotny diaspor tych gatunków pozwala im po opadnięciu skutecznie dryfować przez dłuższy czas na powierzchni wody. Zgodnie z oczekiwaniami, częściej ich szczątki karpologiczne odnajdywano w próbach strefy brzegowej, tam też odnaleziono większość z nich. Natomiast statystycznie istotne koncentracje diaspor *Cirsium* sp. zlokalizowane w toni (próba nr 17 w zbiorniku Z III) były efektem przechwytywania ich przez roślinność. Nieco inaczej rozmieszczone były bardzo liczne w niektórych zbiornikach diaspor *Solidago* sp. Prawdopodobnie dość łatwo zatrzymywał je pas szuwarów, na co wskazuje ich słabsza reprezentacja w zbiornikach Z II i Z III niż w Gliniance Piekary, gdzie populacja tego gatunku była znacznie mniejsza, a pas szuwarów węższy. O ile w większym zbiorniku Glinianka Piekary oraz w zbiorniku Z I większość szczątków karpologicznych *Solidago* sp. deponowana była w próbach strefy brzegowej, o tyle w mocniej zarośniętym zbiorniku Z III i w zbiorniku Z II większość z nich odnaleziono w centralnych partiach misy. Statystycznie istotne koncentracje diaspor *Solidago* sp. miały miejsce także w centralnych partiach misy. Nagromadzenia takie wiązać należy z przechwytywaniem pływających diaspor przez roślinność oraz z ich przemieszczaniem po dnie i koncentracją w jego zagłębieniach lub przy kępach roślinności zanurzonej.

7. Uwarunkowania reprezentacji współczesnej roślinności w zespołach szczątków karpologicznych w świetle dotychczasowych badań

Reprezentacja poszczególnych gatunków w zespołach makroszczątków, wyrażona liczebnością ich diaspor w osadach, zależy od bardzo wielu zmiennych w czasie czynników i interakcji między nimi. Do najważniejszych z nich zalicza się: liczebność (stopień pokrycia) roślin macierzystych, liczbę produkowanych przez nie diaspor, trwałość diaspor i warunki środowiska depozycji, a także sposób rozsiewania i transportu (YEO, 1966; STARK, 1971; BIRKS, 1973; DAVIS, 1985; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007).

Złożoność i zmienność tych czynników w różnych ekosystemach sprawia, że nie można oczekiwać, aby liczba diaspor odnajdywanych w próbach powierzchniowych osadów dokładnie odzwierciedlała stosunki ilościowe wśród roślinności macierzystej (WARNER, 1990; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007). Potwierdzają to między innymi pionierskie badania H.H. BIRKS i in. (1973), wykonane w 32 jeziorach Minnesoty, oraz próby oceny reprezentacji diaspor za pomocą wskaźników matematycznych (BIRKS, 1995). Pogląd ten uzasadniają także rezultaty niniejszych badań.

Liczba produkowanych diaspor w przypadku poszczególnych gatunków jest bardzo różna. Jak wykazał eksperyment autorstwa R.R. YEO (1966), jeśli chodzi o rośliny wodne, dla poszczególnych gatunków może zmieniać się od zera do aż 2 mln na roślinę. Analizy strategii rozmnażania i obfitości owocowania roślin związanych z siedliskami hydrogenicznymi wykazały, że rośliny wodne, a wśród nich szczególnie zanurzone, w przypadku których dominuje wegetatywny sposób rozmnażania (SCULTHORPE, 1967; PIETERSE i MURPHY, 1990; HARPER i in., 2008), produkują generalnie znacznie mniej nasion niż rośliny związane z pasem szuwarów (SCULTHORPE, 1967). Dobry przykład skrajności stanowią w tym wypadku gatunki występujące w badanych zbiornikach.

Z jednej strony rosną tu produkujące bardzo niewiele nasion *Ceratophyllum demersum* i *C. submersum* (CASPER i KRAUSCH, 1980; 1981) oraz *Nuphar lutea*, którego pojedynczy owoc zawiera zaledwie ok. 30 dużych nasion (HAMBLIN-HART i COX, 1995). Z drugiej zaś strony do gatunków wodnych należą: *Najas marina*, produkująca bardzo wiele nasion (AGAMI i in., 1980) i zwykle dobrze reprezentowana w osadach (WATTS i WINTER, 1966; BIRKS, 1973), *Potamogeton pectinatus*, mogący w niektórych miejscach produkować zróżnicowaną i zależną od położenia kwiatostanów względem powierzchni wody liczbę nasion (VAN WIJK i in., 1988; VAN WIJK, 1988), wynoszącą do 3 707 szt./m² (VAN WIJK, 1989), a z gatunków szuwarowych np. *Juncus effusus*, mogący w dogodnych siedliskach produkować do 8 500 drobnych nasion (MC CARTHY, 1971) lub jak szacują R.G. ERVIN i G.N. WETZEL (2001) do 4 mln/m², i *Typha* sp. produkująca nawet 20 000 do 700 000 nasion na kwiatostan (PRUNSTER, 1941; MARSH, 1962; YEO, 1964). Dodatkową zmienną, którą należy uwzględnić, jest występująca w przypadku wielu gatunków ścisła zależność między warunkami środowiska a liczbą produkowanych nasion, która może być różna dla tego samego gatunku nawet w obrębie jednego zbiornika. Dla pojedynczych gatunków różnica ta może wynosić nawet ponad 600% (BONIS i LEPART, 1994). Przykładem może być tu zależność owocowania od temperatury w przypadku występujących w badanych zbiornikach gatunków z rodzaju *Ceratophyllum* (CASPER i KRAUSCH, 1980). Gatunki te charakteryzują się wysokim optimum termicznym owocowania, wynoszącym ok. 27°C (CASPER i KRAUSCH, 1980). Jednocześnie np. *C. demersum* wykazuje dużą tolerancję dla dostępności światła i może zajmować siedliska, do których dociera zaledwie 1% światła dostępnego na powierzchni (HUTCHINSON, 1975; SPENCER i WETZEL, 1993). Może zatem rosnąć na głębokości do 8,5 m (HUTCHINSON, 1975), a nawet do 10 m (HANNON i GAILLARD, 1997), gdzie temperatury w warunkach Europy Środkowej są zwykle znacznie niższe niż przy powierzchni. Z tego względu w niektórych zbiornikach tylko część populacji zajmująca płytkie i ciepłe stanowiska będzie się rozmnażać generatywnie. Ma to istotne konsekwencje, jeśli chodzi o interpretację, ponieważ szczególnie w dużych zbiornikach i tak z reguły niska, jak wykazało wiele badań (np. KOFF i VANDEL, 2008; NITA, SZYMCHYK, 2010), reprezentacja tego gatunku lub nawet jej brak w zespołach szczątków karpologicznych i bankach nasion, mimo licznej współczesnej populacji (DAVIDSON i in., 2005; LU i in., 2012), wynikająca z niskiej produkcji nasion, może być dodatkowo zaniżona. W efekcie ocena udziału *C. demersum* i *C. submersum* w dawnych fitocenozach na podstawie reprezentacji w zespołach szczątków karpologicznych może być trudna i prowadzić do niedoceniań jego roli. Ocen tych nie ułatwia także analiza palinologiczna, ponieważ gatunek ten produkuje niewiele pyłku (CASPER i KRAUSCH, 1980; 1981; PIETERSE i MURPHY, 1990), który w osadach często reprezentowany jest bardzo nielicznie, a czasem go brak, nawet jeśli odnajduje się kilka zachowanych nasion (NITA, SZYMCHYK, 2010; MAJ, GAŁKA, 2012). W takiej sytuacji w ocenie znaczenia tego gatunku w fitocenozach dawnych zbiorników pomoc mogą dobrze zachowujące się w osadach szczątki wegetatywne w postaci frag-

mentów liści z kolcami (SPICER i GREER, 1986). Innym przykładem może być wpływ dostępności światła na roczną produkcję nasion niektórych gatunków. Produkcja ta zmniejsza się wraz z ograniczeniem dostępu do światła, a zatem także wraz ze zwiększeniem głębokości. Dodatnią korelację pomiędzy dostępnością światła a produkcją oospor obserwowano w przypadku ramienic *Chara* (BONIS i GRILLAS, 2002). W wypadku tych glonów stwierdzono, że produkcja oospor w tym samym zbiorniku z roku na rok różnić się może nawet o 70% (BONIS i LEPART, 1994). Zjawisko to pogłębia dodatkowo fakt, że w głębszej wodzie rośliny naczyniowe potrzebują więcej czasu na wzrost pozwalający wytworzyć kwiaty ponad powierzchnią wody (HAAG, 1983). W przypadku zbyt dużej głębokości, jak obserwowano dla *Hippuris vulgaris* w zbiorniku w Sławkowie, duża część roślin może rozmnażać się wyłącznie wegetatywnie (SZYMCHYK, 2012). Także zalanie kwiatostanów może prowadzić do ich bezpłodności i w konsekwencji do ograniczenia produkcji nasion przez populację (HUTCHINSON, 1975; BARRAT-SEGRETAIN, 1996).

Biorąc pod uwagę sposób rozsiewania, generalnie więcej diaspor produkują gatunki wiatrosiewne, jednak analizując ich reprezentację w zespołach szczątków karpologicznych, trzeba uwzględnić nie tylko lokalizację stanowiska roślin macierzystych wobec linii brzegowej, ale także wysokość, do jakiej dorastają poszczególne gatunki. Wpływa ona bowiem na możliwość i efektywność dostarczania diaspor do lustra wody jezior bądź rzek i potoków (WILLSON i TRAVESET, 2000; BOEDELTEJE i in., 2003). W analizowanych w niniejszej pracy zbiornikach, oprócz brzozy, przykład stanowią z jednej strony dorastające do niewielkich rozmiarów *Epilobium palustre* i *E. parviflorum*, a z drugiej — wysokie, często wystawiające swój kwiatostan ponad zwarte płyty turzycowisk *E. hirsutum*. Gatunki te prezentują tą samą strategię rozsiewania i produkują bardzo podobne morfologicznie diaspory, jednak większość z odnalezionych w badanych zbiornikach nasion tego rodzaju wykazuje cechy, które sugerują, że pochodzą one od wyższego *E. hirsutum*. Analogiczną sytuację zaobserwowano w zbiorniku w Sławkowie, gdzie również, mimo obecności w szuwarach kilku gatunków *Epilobium*, odnalezione diaspory należały do wysokiej *E. hirsutum*. Podobny przykład podają badający transport diaspor z udziałem wody G. BOEDELTEJE i in. (2003) w odniesieniu do traw, wskazując, że wysoka *Arrhenatherum elatius* ma większe potencjalne możliwości dostarczenia nasion do wody niż niska występująca w podobnych siedliskach *Poa annua*.

Odporność makroszczątków roślinnych, w tym także szczątków karpologicznych, na rozkład zależy przede wszystkim od warunków środowiska, w których są deponowane, i wpływa istotnie na liczebność oraz skład gatunkowy zespołów makroszczątków (np.: COLLINSON, 1983; BIRKS, 1973; BURNHAM i in., 1992). Zachowaniu dużej liczby szczątków w osadach zdecydowanie sprzyja hamujące rozkład środowisko beztlenowe. Pośrednio na tempo dekompozycji wpływać mogą więc między innymi różne w poszczególnych zbiornikach tempo gromadzenia osadów i głębokość, na której osadzane są szczątki. Duże tempo gromadzenia osadów może przyspieszać grzebanie szczątków, co przyspiesza

odcinanie ich od dostępu tlenu, natomiast duża głębokość zbiornika, szczególnie w połączeniu z jego małą powierzchnią, jak wskazali R.A. SPICER i A.G. GREER (1986), może sprzyjać powstawaniu środowisk anaerobowych, a co za tym idzie — również wywierać wpływ na tempo dekompozycji. W płytkich zbiornikach na skutek lepszego natlenienia wód spowodowanego między innymi mieszaniem i dyfuzją z powietrza strata wywołana dekompozycją odkładających się szczątków może być potencjalnie większa. Szybszym rozkładem delikatnych szczątków wywołanym dobrym natlenieniem wód w płytkim zbiorniku w Sławkowie tłumaczony był między innymi brak reprezentacji między innymi nasion *Salix* sp. (SZYMCZYK, 2012). Także w analizowanych w niniejszej pracy zbiornikach słabą reprezentację *Salix* sp. czy *Populus* sp. przypisać można między innymi szybkiemu rozkładowi. Przemawia za tym fakt, że większość nasion, jak wskazuje stan ich zachowania, pochodzi z ostatniego sezonu wegetacyjnego.

Selektywną w stosunku do różnych gatunków utratę szczątków karpologicznych w wyniku rozkładu powoduje także różna budowa ich diaspor. Dotyczy to szczególnie okrywy nasiennej, która determinuje ich odporność na dekompozycję. Miarą istotności tej cechy jest zależność kiełkowania nasion niektórych gatunków o twardej, odpornej okrywie od skaryfikacji wywołanej częściowym rozkładem, np. na skutek działania bakterii, co obserwowali L. TELTSCHEROVÁ i S. HEJNÝ (1973) w przypadku niektórych gatunków *Potamogeton*, czy przejściem przez przewód pokarmowy ptaków (DE VLAMING i PROCTOR, 1968; HOLT-MUELLER i VAN DER VALK, 2002; FIGUEROLA i in., 2005; SOONS i in., 2008; GREEN i in., 2008). I tak predyspozycją do szybkiego rozkładu diaspor tłumaczono słabą reprezentację w zespołach szczątków *Potamogeton pectinatus* (DAVIS, 1985; STARK, 1971), występującego licznie także w badanych zbiornikach. Niektóre nasiona, a szczególnie *Juncus* sp., *Eleocharis palustris*, *Potamogeton pusillus* i oospory *Chara*, mogą być tracone także na skutek zjadania przez roślinożerne ptaki wodne, takie jak: *Anas platyrhynchos* (AGAMI i WASEL, 1986), *Anas crecca* (BROCHET, 2010) i *Fulica atra* (MOURONVAL i in., 2007). Przy tym presja ptactwa na roślinność może być różna w poszczególnych zbiornikach. Wreszcie istotną utratę nasion powodować może kiełkowanie (BIRKS, 1973; SPICER i GREER, 1986), choć nie dotyczy to gatunków, których grube okrywy nasienne nawet po kiełkowaniu dobrze zachowują się w osadach i utrzymują cechy pozwalające na ich oznaczenie do gatunku, jak ma to miejsce np. w przypadku *Najas marina*. W badanych zbiornikach ponad 50% nasion tego gatunku odnaleziono w postaci subfosylnych ich połówek, pozostałych prawdopodobnie po kiełkowaniu. Utrata nasion w wyniku kiełkowania może być też selektywna zarówno w stosunku do określonych gatunków, co wynika z ich biologii, jak i w stosunku do poszczególnych analizowanych zbiorników. Wiąże się to z uzależnieniem zdolności do kiełkowania nasion od wielu różnych w poszczególnych ekosystemach czynników. Jak wykazały dotychczasowe badania, czynnikami tymi mogą być między innymi: głębokość pogrzebania nasion w osadach (HARTLEB i in., 1993), skład osadów (JARVIS i MOORE, 2008), dostępność tlenu w osadach (HAY i in., 2008) czy dostęp światła (COBLE i VANCE, 1987).

8. Reprezentacja współczesnej roślinności w zespołach szczątków karpologicznych

8.1. Reprezentacja grup ekologicznych roślin

Prowadzone dotychczas badania relacji zachodzących między zespołami makroszczątków a współczesną roślinnością (BIRKS, 1973; DAVIS, 1985; HILL i GIBSON, 1986; DUNWIDDIE, 1987; WAINMAN i MATHEWES, 1990; DIEFFENBACHER-KRALL i HALTEMAN, 2000; DAVIDSON i in., 2005; ZHAO i in., 2006; KOFF i VANDEL, 2008; SZYMczyk, 2012), a także badania banków nasion (VAN DER VALK i DAVIS, 1979; KAUTSKY, 1990; BONIS i LEPART, 1994; COMBROUX i in., 2001; BONIS i GRILLAS, 2002) pokazały, że zespoły szczątków karpologicznych generalnie dobrze odzwierciedlają skład gatunkowy macierzystych fitocenoz. Jednak poziom reprezentacji grup ekologicznych współczesnej roślinności w tafocenozach jest w poszczególnych zbiornikach bardzo różny. Do podobnych wniosków skłaniają również wyniki prezentowanej pracy. Także w badanych zbiornikach odsetek reprezentowanych w zespołach makroszczątków gatunków roślin był zróżnicowany zarówno w odniesieniu do poszczególnych grup ekologicznych, jak i ogółu roślin współcześnie występujących w poszczególnych zbiornikach i ich sąsiedztwie.

Najwyższy poziom reprezentacji ogółu analizowanej flory zanotowany w zbiorniku Z I wynosił 43,5% przy współczynniku podobieństwa 0,61. Natomiast najniższy odsetek reprezentowanych gatunków (30,1%) i najniższy indeks podobieństwa (0,46) stwierdzono w przypadku zbiornika Z II. Największy zbiornik Glinianka Piekary charakteryzowały pośrednie wartości tych wskaźników (30,9% i 0,47). Porównanie to wskazuje na brak bezpośredniego związku między wielkością i głębokością zbiornika a poziomem reprezentacji roślinności w zespołach makroszczątków. Niestety, ponieważ w żadnych z dotychczasowych badań nie podejmowano prób analizy reprezentacji całej flory występującej współcześnie w zbiorniku i w promieniu 100 m od niego, brak jest danych, z którymi można by skonfrontować uzyskane rezultaty.

Spośród analizowanych grup roślinności generalnie we wszystkich badanych zbiornikach najlepiej reprezentowane były rośliny związane z pasem szuwarów lub rośliny wodne (tabela 5, 7, 9 i 11), najsłabiej zaś drzewa i krzewy. Podobny trend zauważono także w niewielkim, płytkim zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012). Reprezentacja roślin związanych z siedliskami terestrycznymi we wszystkich zbiornikach była natomiast zależna od odległości, w jakiej rosła roślinność macierzysta. Na zależność taką zwrócili już uwagę H.J.B. BIRKS i J. DEACON (1973), analizujący dawną i współczesną florę w 12 regionach Wielkiej Brytanii.

Odsetek reprezentowanych w zespołach makroszczątków roślin związanych z pasem szuwarów we wszystkich zbiornikach był wysoki i wynosił od 78,8% w zbiorniku Z III do 53,7% przy indeksie 0,7 w zbiorniku Glinianka Piekary. Na dobrą reprezentację roślin szuwarowych w zbiorniku Z III niewątpliwie wpływ miała lokalizacja stanowisk znacznej części roślin macierzystych. Rosły tu one najczęściej w niewielkiej odległości od lustra wody lub nad samym brzegiem. O słabszej reprezentacji tej grupy roślin w zbiorniku Glinianka Piekary, mimo że także tu większość z nich miała stanowiska blisko brzegu, zadecydowała prawdopodobnie relatywnie mniejsza ich liczebność i rozproszenie diaspor w większym zbiorniku. Podobny i wysoki poziom reprezentacji w zespołach makroszczątków prezentowała roślinność szuwarowa w zbiorniku w Sławkowie (68,8%), i to nawet mimo że w próbach osadów nie znaleziono tam ziarniaków dominującej współcześnie *Phragmites australis* (SZYMCZYK, 2012). Dobra reprezentacja gatunków szuwarowych może być przy tym we wszystkich zbiornikach nawet nieco zaniżona z powodu ryzyka pominięcia diaspor niektórych gatunków, które mogły być zdeponowane w głębi pasa szuwarów, gdzie nie pobierano prób. Zupełnie inne wyniki dla grupy roślin szuwarowych uzyskali w estońskich jeziorach Juusa i Viitna T. KOFF i E. VANDEL (2008). Tu reprezentacja w zespołach makroszczątków współcześnie występujących gatunków była niska i wynosiła tylko 33%. Generalnie dobrą reprezentację roślin szuwarowych w analizowanych zbiornikach tłumaczyć należy składem gatunkowym współczesnych szuwarów, które buduje wiele gatunków produkujących znaczną liczbę diaspor, bardzo dobrze zachowujących się w osadach. Należą do nich między innymi: *Carex* sp., *Eleocharis palustris*, *Schoenoplectus* sp. czy *Ranunculus sceleratus* (tabela 1—4). Tylko pojedyncze gatunki to rośliny nieprodukujące nasion w warunkach klimatu panującego w Polsce, jak *Acorus calamus* (KŁOSOWSKI i KŁOSOWSKI, 2006) występujący w Gliniance Piekary czy takie gatunki, których delikatne diaspory rzadziej zachowują się w osadach, jak *Glyceria maxima*. Na podobną zależność między reprezentacją roślin szuwarowych w zespołach szczątków karpologicznych a składem gatunkowym współczesnych szuwarów wskazują także T. KOFF i E. VANDEL (2008). Wyjaśniając słabą reprezentację roślinności szuwarowej (33%) w jeziorach Juusa i Viitna, autorzy ci jako przyczynę podają duży udział gatunków mogących w tamtejszym klimacie produkować nasiona nieregularnie (*Phragmites australis*) lub wcale (*Acorus calamus*).

Podobnie jak w przypadku roślin szuwarowych, odsetek reprezentowanych w zespołach makroszczątków roślin wodnych i współczynnik podobieństwa były zmienne, ale we wszystkich zbiornikach wysokie. Sięgały odpowiednio 76,9% i 0,87 w zbiorniku Z III, a w dwu pozostałych zbiornikach, gdzie rośliny wodne były najlepiej reprezentowaną grupą roślin, parametry te wynosiły 71,4% i 0,83 w zbiorniku Glinianka Piekary oraz 66,7% i 0,80 w zbiorniku Z I. Grupa ta była dobrze reprezentowana (60%) również w osadach zbiornika w Sławkowie (SZYM CZYK, 2012). Niski w porównaniu z innymi analizowanymi zbiornikami poziom reprezentacji roślin wodnych w zbiorniku Z II spowodowany jest zapewne faktem, że prawie 54% obecnych gatunków reprezentowały tu pojedyncze osobniki (*Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. natans*, *Zannichellia palustris*) lub jak w przypadku 2 gatunków *Lemna* — bardzo niewielkie skupiska. Ponadto w zbiorniku tym występuje także *Elodea canadensis* reprezentowana w europejskich (ECKERT, 2002; THIEBAUT i in., 2008) i krajowych fitocenozach wyłącznie przez osobniki żeńskie (S. KŁOSOWSKI i G. KŁOSOWSKI, 2006), nieprodukujące nasion (fot. 22). Generalnie poziom reprezentacji gatunków zanurzonych i o liściach pływających, jaki stwierdzono w analizowanych zbiornikach, najbardziej podobny jest do tego, jaki T. KOFF i E. VANDEL (2008) odnotowali dla jezior Juusa i Viitna (50%). Jednak jest on znacznie wyższy niż w Groby Pool, gdzie wyniósł 40% (DAVIDSON i in., 2005), czy w Green Plantation Pond (ZHAO i in., 2006), gdzie stanowił zaledwie 16%. Przyczyną tych rozbieżności, podobnie jak różnic między analizowanymi zbiornikami, są między innymi liczebność poszczególnych gatunków i odmienny skład gatunkowy fitocenozy. Słabsza niż roślin szuwarowych reprezentacja roślin wodnych odnotowana w zbiornikach Z I i Z II, podobnie jak w jeziorach z Estonii (KOFF i VANDEL, 2008), wynika prawdopodobnie z małej liczebności znacznej części gatunków tej grupy roślin we współczesnych fitocenozach. Nie bez znaczenia jest także fakt, że rośliny wodne produkują nie tylko mniej pyłku (COHEN, 2003), ale także generalnie mniej diaspory niż gatunki szuwarowe (SCULTHORPE, 1967).

Z dotychczasowych badań wynika, że zespoły makroszczątków wegetatywnych i generatywnych w osadach mogą zawierać reprezentację wszystkich głównych gatunków leśnych w zlewni (SPICER i WOLFE, 1987) lub tylko 28,6% gatunków drzew i 62,5% gatunków krzewów (WAINMAN i MATHEWES, 1990). Przy czym w osadach jeziornych najczęściej i zwykle najliczniej spotyka się lekkie diaspory wiatrosiewnych drzew, takich jak *Alnus glutinosa* i *Betula* sp. (TOBOLSKI, 2000; BIRKS i BIRKS, 1980). Rzadko natomiast odnajdywane są cięższe diaspory innych gatunków mogących czasem rosnąć w pobliżu zbiornika. Podobnie było w przypadku analizowanych zbiorników — zróżnicowanie gatunkowe drzew i krzewów sąsiadujących ze zbiornikiem znalazło słabe odbicie w zespołach makroszczątków, a ogromna większość diaspory reprezentujących drzewa i krzewy to owoce lub łuski owocowe *Betula pendula* (tabela 1—4). Najlepszą reprezentację drzew i krzewów (28,6%) stwierdzono w zbiorniku Z I. Należy to tłumaczyć z jednej strony najmniejszym zróżnicowaniem gatunkowym tej grupy roślin, a z drugiej — faktem, że przedstawiciele większości gatunków

mieli swoje stanowiska bezpośrednio nad taflą wody lub w bardzo niewielkiej odległości od niej (schem. 3). Najslabszą reprezentację tej grupy wynoszącą 22,2% zanotowano w zbiorniku Z II, gdzie większość drzew rosła dalej od zbiornika i była oddzielona szerokim pasem szuwaru (schem. 6). Słabą z kolei reprezentację drzew i krzewów w największym zbiorniku Glinianka Piekary (23,3%) przypisywać należy największemu z badanych zbiorników zróżnicowaniu gatunkowemu tej grupy roślin (30 gatunków) i nierównomiernemu rozmieszczeniu poszczególnych gatunków. Spośród nich tylko zwykle słabo reprezentowane w szczątkach karpologicznych wierzby (BIRKS, 2007) i 5 innych taksonów (reprezentowanych w makroszczątkach) rosło w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody (schem. 12). Nie bez wpływu na słabą reprezentację tej grupy był też znaczny udział gatunków ciężkonasiennych (*Aesculus hippocastanum*, *Quercus robur* i *Q. rubra*) i rozprzestrzeniających się na niewielkie odległości, mimo wytwarzania diaspor mających przystosowania spowalniające ich opadanie (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus pensylvanica*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* i *Tilia cordata*), czy gatunków, których owoce mogą być transportowane na większe odległości właściwie tylko przez zwierzęta (*Crataegus monogyna*, *Frangula alnus*, *Prunus serotina*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa* i *Sorbus aucuparia*).

W niniejszej pracy reprezentacja grupy roślin terestrycznych rozpatrywana była w czterech podgrupach osobno: jako całość obejmująca gatunki występujące w misie zbiornika i wszystkie pozostałe w promieniu do 100 m od niej, jako grupa gatunków stwierdzonych w obrębie misy zbiornika, jako grupa gatunków odnotowanych w odległości do 50 m i jako grupa gatunków stwierdzonych w odległości do 100 m. Grupa roślin siedlisk terestrycznych jako całość była najslabiej reprezentowana w zespołach szczątków karpologicznych. Tylko w zbiorniku Z I odsetek reprezentowanych gatunków zbliżył się do poziomu odnotowanego dla drzew i krzewów i był najwyższy (28,9%). Grupa ta najslabiej reprezentowana była w zbiorniku Z III (18,3%). Powodem stosunkowo wysokiej reprezentacji całej grupy roślin terestrycznych w zbiorniku Z I był duży udział dobrze reprezentowanych (55,6%) gatunków mających swoje stanowiska w misie zbiornika blisko lustra wody. Z kolei słabą reprezentację gatunków terestrycznych w zbiorniku Z III tłumaczyć można przede wszystkim niewielkim udziałem gatunków rosnących w misie zbiornika, przy jednoczesnej słabej reprezentacji gatunków mających swoje stanowiska poza misą. Generalnie słaba reprezentacja roślin związanych z siedliskami terestrycznymi i niski współczynnik podobieństwa współczesnego składu gatunkowego oraz składu gatunkowego szczątków karpologicznych wynika przede wszystkim z faktu, że na ogół znaczna większość gatunków tu zaliczonych rosła poza misą badanych zbiorników, w odległości większej niż 10 m. To mogło znacząco utrudniać przenikanie diaspor większości gatunków zoochorycznych, szczególnie tych, które produkują ciężkie diasporę lub diasporę, które nie mogą być jednocześnie przenoszone przez wiatr. Dodatkowo dalszym skutecznym utrudnieniem migracji diaspor dalej rosnących gatunków mógł być szczególnie dobrze rozwinięty

pas szuwarów, oddzielający stanowiska większości roślin terestrycznych od zbiornika. Szuwar taki działa jak filtr, przechwytyjący nasiona mogące dostawać się do zbiornika wraz ze spływem powierzchniowym. Zwrócił już na to uwagę R.A. GASTALDO (1994) i potwierdziły też badania przeprowadzone w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), a także w jeziorach Juusa i Viitna, w których większość diaspor gatunków ruderalnych została stwierdzona w próbach strefy brzegowej (KOFF i VANDE, 2008). W próbach brzegowych koncentrowała się również większość diaspor roślin terestrycznych w pięciu jeziorach w Norwegii (PRESTHUS-HEGGEN i in., 2012).

Nasiona gatunków terestrycznych są z reguły słabo reprezentowane w osadach zbiorników wodnych. Mogą jednak nieść cenne informacje o dalszym otoczeniu zbiornika. Mimo dość słabej w badanych zbiornikach reprezentacji, szczególnie gatunków mających swoje stanowiska poza misami zbiorników, należy jednak uznać, że obecność ich diaspor była dobrym indykatorem obecności siedlisk terestrycznych, w tym także ruderalnych występujących w promieniu 100 m od ich bezdopływowych mis. Porównanie rozmieszczenia współczesnych stanowisk roślin i ich reprezentacji w zespołach makroszczałków zgodnie z oczekiwaniami wskazuje, że czynnikiem decydującym o poziomie reprezentacji gatunków terestrycznych we wszystkich zbiornikach była przede wszystkim odległość stanowisk roślin macierzystych od lustra wody. Zależność ta znajduje potwierdzenie w analizie reprezentacji poszczególnych podgrup tych roślin. W przypadku każdego zbiornika obrazuje szybki spadek reprezentacji roślin wraz z odległością ich stanowisk od zbiornika.

Przy generalnie słabej reprezentacji grupy roślin terestrycznych jako całości na uwagę zasługuje wykazana we wszystkich zbiornikach stosunkowo dobra reprezentacja (od 31,4% w zbiorniku Glinianka Piekary do 55,6% w zbiorniku Z I) gatunków mających swoje stanowiska w misach zbiorników. Wiąże się to zapewne ze specyficznym rozkładem roślinności wokół analizowanych zbiorników. Trzy ze zbiorników (Z I, Z II i Z III), mające najwyższą reprezentację tej podgrupy roślin, prawie w całości otoczone są zwartym pasem szuwarów. Szuwary te stanowią dobry bufor dla przenikania diaspor gatunków rosnących poza nimi, co potwierdza bardzo słaba reprezentacja podgrup gatunków rosnących w odległości 50 m i większej. Jednocześnie nad każdym z tych zbiorników, bezpośrednio przy tafli wody, znajdują się niewielkie fragmenty brzegu niezajęte przez szuwary i będące siedliskami roślin terestrycznych. Ponadto w zbiorniku Z II w obrębie szuwarów występują niewielkie, wypełnione osadami i okresowo przesychające zatoczki, które stanowią siedliska między innymi dla *Plantago major*.

Podobnie jak w pracy M. PRESTHUSA-HEGGENA i in. (2012), w każdym z analizowanych zbiorników pojedyncza próba z najbardziej zróżnicowanym składem gatunkowym zespołów makroszczałków zlokalizowana była w pobliżu brzegu (tabela 6, 8, 10 i 12). Analogicznie do ogólnej liczby prób, także w pojedynczej próbie z maksymalną liczbą gatunków (tabela 8 i 12) najlepiej reprezentowane były: grupa roślin wodnych (maksymalnie 50% w zbiorniku Z II

i Gliniance Piekary) i grupa roślin związanych z pasem szuwarów (maksymalnie 51,5% w zbiorniku Z III). Najslabiej reprezentowane były drzewa i krzewy (maksymalnie 21,4% w zbiorniku Z I) oraz rośliny terestryczne (maksymalnie 11,3% w zbiorniku Z II). Maksymalny odsetek reprezentowanych gatunków w odniesieniu do wszystkich taksonów występujących w promieniu 100 m od misy zbiorników wynosił 20,8% w zbiorniku Z III. Okazało się również, że dla wszystkich grup roślin w badanych zbiornikach odsetek reprezentujących je w pojedynczej próbie gatunków był znacznie niższy (tabela 6, 8, 10 i 12) niż dla ogółu prób (tabela 5, 7, 9 i 11). W przypadku roślin wodnych i szuwarowych różnica ta zwykle wynosiła ponad 20%. Rezultaty pracy M. PRESTHUSA-HEGGENA i in. (2012), której celem było sprawdzenie w pięciu zbiornikach reprezentatywności prób makroszczątków roślinnych i *Chironomidae* z pojedynczego rdzenia, sugerują, że w małych, płytkich zbiornikach pojedyncza próba może być wiarygodna dla badań tych grup. Jednak podobnie jak sugerowali wcześniej T.A. DAVIDSON i in. (2005) i C.D. SAYER i in. (2010), niniejsze badania pokazują, że w małych zbiornikach zwielokrotnienie liczby rdzeni może skutkować wykryciem nawet o 20% większej liczby gatunków.

Praktycznie wszystkie analizy dotyczące reprezentacji współczesnej roślinności w makroszczątkach stropowych partii osadów tradycyjnie odnoszone są do całkowitej liczby współcześnie występujących gatunków danej grupy. Podsumowując rozważania na ten temat, należy także uwzględnić fakt, że w praktyce z powodu braku jednoznacznych, łatwych do uchwycenia cech różniących lub po prostu na skutek uszkodzenia makroszczątków nie zawsze możliwe jest ich oznaczenie do poziomu gatunku. Zwykle mimo pojawiających się coraz to nowszych informacji o dobrych cechach diagnostycznych, w przypadku części taksonów nadal z konieczności porzeczają się na określeniu rodzaju lub nawet tylko rodziny. Odnoszenie zatem liczby oznaczonych w szczątkach taksonów do całkowitej liczby współcześnie występujących gatunków danej grupy roślin daje odmienne wyniki niż w przypadku odniesienia ich do rzeczywistej liczby taksonów faktycznie możliwych do łatwego i precyzyjnego oznaczenia. Różnice te mogą być w niektórych przypadkach znaczące. Ma to miejsce szczególnie tam, gdzie zróżnicowanie gatunkowe jest bardzo duże lub jak w niniejszej pracy analiza obejmuje całą florę zbiornika i jego najbliższego sąsiedztwa. Rozbieżności te nie mają oczywiście większego znaczenia praktycznego, są jednak istotne dla prawidłowej oceny możliwości reprezentowania roślinności macierzystej przez makroszczątki. Dobrą ich ilustracją jest zestawienie wyników analizy poziomu reprezentacji w pojedynczej próbie (tabela 6, 8, 10 i 12) dla poszczególnych grup ekologicznych. W każdym analizowanym przypadku poziom reprezentacji współczesnej roślinności i indeks podobieństwa obliczony w stosunku do całkowitej liczby gatunków był niższy od odniesionego do liczby gatunków możliwych do oznaczenia. Różnica ta oczywiście była tym większa, im mniej gatunków w analizowanej grupie można oznaczyć na podstawie makroszczątków do poziomu gatunku.

8.2. Reprezentacja roślin szuwarowych i związanych ze zbiorowiskami szuwarów

Głównymi gatunkami, które w analizowanych zbiornikach budowały szuwary, były: *Typha latifolia*, *T. angustifolia* i *Phragmites australis*. Znaczny udział w formowaniu szuwarów miały także: *Bulboschoenus maritimus* i *Eleocharis palustris* w zbiorniku Z II, *Carex flacca* w zbiornikach Z I i Z III i *Glyceria maxima* oraz *Acorus calamus* w zbiorniku Glinianka Piekary. Duże płaty roślinności budowały również *Polygonum lapathifolium* i *Ranunculus sceleratus* w zbiorniku Z II oraz *Carex nigra*, *C. rostrata* i *Juncus effusus* w zbiorniku Z I.



Fot. 19. Owocostany anemochorycznych gatunków roślin w okolicy badanych zbiorników (fot. A. SZYM-CZYK):

a — *Eupatorium cannabinum*, **b** — *Typha latifolia*

Phot. 19. Seed heads of anemochorous plant species in the area studied reservoirs (phot. A. SZYM-CZYK):

a — *Eupatorium cannabinum*, **b** — *Typha latifolia*

Liczebność szczątków karpologicznych *Typha* sp. tylko w zbiorniku Z I dobrze oddawała jej rolę jako gatunku dominującego w szuwarach. Jednak w stosunku do reprezentacji drugiej pod względem pokrycia *P. australis* liczebność diaspor *Typha* sp. była bardzo duża. Podobnie było w zbiorniku Z III, natomiast w zbiorniku Z II *Typha* sp. była już wyraźnie nadreprezentowana. W większym zbiorniku Glinianka Piekary, mimo znacznego współczesnego pokrycia, na uwagę zasługuje wielokrotnie mniejsza ogólna liczba odnalezionych nasion *Typha* sp. niż w małych i płytkich zbiornikach zlokalizowanych w nieckach osiadania. Należy jednak uznać, że reprezentacja nasion w wymienionym zbiorniku dobrze wskazuje na ten gatunek jako jeden z dwu głównych budujących szuwar. Jedną z przyczyn słabszej frekwencji szczątków karpologicznych *Typha* sp. w zbiorniku Glinianka Piekary może być osłonięcie w niektórych miejscach szuwarów przez nią budowanych przez wąski pas innej roślinności. Potwierdzać to może mała liczba diaspor deponowanych w osadach północnej części misy (schem. 11). Autor podobnie tłumaczył bardzo słabą reprezentację *Typha latifolia* w zbiorniku w Sławkowie, gdzie tworzyła ona w głębi pasa szuwarów kilka dużych, zwartych płatów, a reprezentowana była tylko przez 2 nasiona (SZYMZYK, 2012). Biorąc pod uwagę fakt, że gatunek ten produkuje ogromną liczbę lotnych diaspor teoretycznie mogących przenosić się ponad otaczającą roślinnością na długi dystans (SOONS i OZINGA, 2005), tak słabą reprezentację w osadach zbiornika w Sławkowie mógłby tłumaczyć szybki rozkład delikatnych owoców. Jednak obserwowane przez autora w kilku zbiornikach, między innymi w badanych Z I i Z III, zjawisko zlepiania się i zmywania dojrzałych owoców *T. latifolia* podczas opadów deszczu sugeruje, że możliwe było także uwieszenie większości diaspor w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych, gdzie w żadnym zbiorniku nie pobierano prób (fot. 10). Podobne zjawisko mogło mieć miejsce w Gliniance Piekary, a tezę tę mogą potwierdzać rezultaty badań H.J.B. BIRKSA (1973), sugerujące, że występowanie owoców *T. latifolia* zwykle ograniczone jest do marginalnych prób. Wpływ na wielokrotnie większą frekwencję szczątków karpologicznych *Typha* sp. w małych, płytkich zbiornikach Z I, Z II i Z III niż w większej i głębszej gliniance miało niewątpliwie znacznie rzadsze opróbowanie zbiornika Glinianka Piekary. Dodatkowo w dużym zbiorniku, szczególnie w jego wschodniej części, gdzie szuwar pałkowy tworzył tylko wąski, porozrywany pas roślinności (fot. 4a, schem. 11c), owoce *Typha* sp. mogły ulegać większemu rozproszeniu i spychaniu w głąb szuwarów. Potwierdzają to różnice we frekwencji szczątków karpologicznych pochodzących ze wschodniej, większej i otwartej części zbiornika i mniejszej, wypłyconej i porośniętej płatami *N. lutea* części zachodniej. W próbach części zachodniej, gdzie struktura przestrzenna roślinności (szeroki pas szuwarów i dobrze rozwinięta roślinność o liściach pływających) przypominała małe, płytkie zbiorniki, znajdowano wielokrotnie więcej owoców *Typha* sp. (schem. 11c) niż w próbach z części wschodniej. Z kolei wpływ na dużą liczebność szczątków *Typha* sp. w pojedynczych próbach w małych zbiornikach wodnych, poza dużą podażą, mogła mieć ich agregacja, spowodowana brakiem możliwości rozproszenia na

niewielkiej powierzchni nieraz bardzo dużych „pakietów” nasion, zlepionych w wyniku opadów (fot. 10) lub jak to wielokrotnie obserwowano pajęczyną (fot. 20b). Koncentracja szczątków karpologicznych *Typha* sp. w próbach z małych zbiorników mogła być również spowodowana przechwytywaniem owoców na powierzchni wody przez wynurzone pędy i liście roślin wodnych, co może potwierdzać fakt, że największą liczbę szczątków tego gatunku we wschodniej części zbiornika Glinianka Piekary zanotowano w próbie nr 20, położonej w sąsiedztwie pojedynczego płata *Nymphaea alba*.

Liczebność szczątków karpologicznych *Phragmites australis*, drugiego z głównych gatunków budujących szuwały, tylko w zbiorniku Z I dość dobrze odzwierciedlała jej rolę w tworzeniu współczesnych szuwarów, mimo że owoce tego gatunku były nieproporcjonalnie mniej liczne niż w przypadku *Typha* sp. W pozostałych zbiornikach położonych w nieckach osiadania *P. australis* była zbyt słabo reprezentowana. Liczebność jej szczątków, choć znaczna, była wielokrotnie mniejsza niż *Typha* sp. i słabiej odzwierciedlała rolę tego gatunku w budowaniu współczesnych szuwarów. Inaczej było w Gliniance Piekary, gdzie *P. australis* była z kolei nadreprezentowana. Duża liczba nasion tego gatunku odnaleziona w tym zbiorniku była przede wszystkim rezultatem bardzo dużej koncentracji diaspor (155 szt.) w próbie nr 48, spowodowanej obecnością całego fragmentu owocostanu, którego resztki odnaleziono podczas płukania próby. Jedną z istotnych przyczyn mniejszej liczebności w osadach szczątków karpologicznych *P. australis* niż *Typha* sp. może być różnica w liczbie produkowanych przez te gatunki nasion (ŠERÁ i ŠERÝ, 2004) lub różna ich zdolność do zachowywania się w osadach. Podsumowując, można stwierdzić, że reprezentacja trzciny w zespołach makroszczątków, poza zbiornikiem Z I, słabo odzwierciedlała rolę tego gatunku w budowaniu współczesnych szuwarów. W innym, położonym w Sławkowie, niewielkim, płytkim zbiorniku badanym przez autora (SZYMCZYK, 2012) reprezentacja *P. australis* w zespołach makroszczątków zupełnie zawiodła. Mimo decydującej roli tego gatunku w budowaniu współczesnych szuwarów, w próbach osadów nie znaleziono ani jednego jej ziarniaka. Jedną z wielu przyczyn braku w osadach diaspor dominującej współcześnie w tym zbiorniku *P. australis* może być ich delikatna budowa, ułatwiająca szybki rozkład, któremu sprzyja dobre natlenienie płytkich wód. Interesujące w kontekście reprezentacji trzciny we współczesnych osadach są także wyniki badań, które T. KOFF i E. VANDEL (2008) przeprowadzili w estońskich jeziorach Juusa i Viitna. Wspomniani autorzy zwrócili również uwagę na bardzo słabą reprezentację diaspor *P. australis* w osadach tylko jednego jeziora, mimo że współcześnie jest to gatunek powszechny w zbiorowiskach szuwarowych obu wymienionych jezior. Podkreślali przy tym, że *P. australis* w tamtejszym klimacie może produkować nasiona nieregularnie, co mogło być przyczyną stwierdzonej przez nich słabej reprezentacji. Przykład analizowanych zbiorników — zbiornika w Sławkowie i estońskich jezior — pokazuje, że liczebność szczątków karpologicznych *P. australis* generalnie słabo, a nieraz zupełnie nie odzwierciedla roli tego gatunku w tworzeniu współczesnych szuwarów. Czasem diasporę tego gatunku zawodzą

nawet jako wskaźnik jego obecności. W praktyce w dawnych osadach jeziornych delikatne ziarniaki trzciny odnajdywane są rzadko lub jako nieliczne. To samo dotyczy *Typha* sp., która jeśli jest reprezentowana w zespołach makroszczątków, to przez pojedyncze owocki (np.: TOBOLSKI, AMMAN, 2000; NITA, SZYMCHYK, 2010; GAŁKA i in., 2014) lub wcale, mimo obecności pyłku (np. SZCZEPANEK, STACHOWICZ-RYBKA, 2004). W przypadku tego rodzaju koncentracje nawet ponad 30 owoców w próbie (np. KONIECZNA, KOWALEWSKI 2009; MAJ, GAŁKA, 2012) należy uważać za bardzo duże. Dlatego wyjaśnienie roli zarówno *Typha* sp., jak i *P. australis* w tworzeniu współczesnych fitocenoz wymaga analiz szczątków wegetatywnych, a w przypadku *Typha* sp. — także palinologicznych.

Liczebność szczątków karpologicznych *Carex flacca* w zbiornikach Z I i Z III dobrze oddaje ich rolę głównych, po *P. australis* i *Typha latifolia*, składników szuwarów. We wspomnianych zbiornikach są to najliczniej, po wymienionych gatunkach, reprezentowane w zespołach makroszczątków rośliny szuwarowe. Także reprezentacja diaspor *Glyceria maxima* dość dobrze wskazuje na znaczenie tego gatunku w fitocenozach współczesnych szuwarów zbiornika Glinianka Piekary (tabela 4). Brak reprezentacji w zespołach szczątków karpologicznych *Acorus calamus*, zajmującego w tym zbiorniku większą niż *G. maxima* powierzchnię, spowodowany jest faktem, że gatunek ten nie produkuje dojrzałych nasion w warunkach klimatu panującego w Polsce. Nie był on także reprezentowany w zbiorniku w Sławkowie, gdzie budowane przez niego fitocenozy miały znaczny udział w tworzeniu pasa szuwarów (SZYMCHYK, 2012), oraz we wspomnianych wcześniej jeziorach estońskich (KOFF i VANDEL, 2008). Porównanie liczebności orzeszków i pęcherzyków *Carex* sp. w zespołach makroszczątków ze współczesnym pokryciem w badanych zbiornikach, a także w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCHYK, 2012) wskazuje, że generalnie była to grupa roślin najlepiej reprezentowana spośród mających istotne znaczenie dla formowania współczesnych szuwarów. Dotyczy to przede wszystkim mającej współcześnie znaczne pokrycie w zbiornikach Z I i Z III *Carex flacca*, ale także *C. rostrata* w zbiornikach Z I, Z III i Gliniance Piekary, *C. nigra* w zbiornikach Z I i Z III oraz *C. acuta* w zbiornikach Z I, Z II i Z III. Jednak warunkiem dobrego odzwierciedlenia roli poszczególnych gatunków *Carex* w formowaniu współczesnych szuwarów w zespołach szczątków karpologicznych prób osadów pochodzących spoza pasa szuwarów jest występowanie roślin macierzystych w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody. Dowodzą tego badania prowadzone przez autora w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCHYK, 2012), gdzie zarówno *Carex acutiformis*, jak i *C. rostrata* stanowiły istotny składnik szuwarów, jednak mająca większe pokrycie *C. acutiformis* miała wielokrotnie mniejszą reprezentację w zespołach szczątków karpologicznych niż mniej liczna współcześnie *Carex rostrata*. Dysproporcję tę autor tłumaczył faktem, że współcześnie zbiorowiska z *C. acutiformis* były osłonięte pasem roślinności budowanej przez *Carex rostrata* i tylko na niewielkiej przestrzeni kontaktowały się z lustrem wody. Doprowadziło to do uwięzienia diaspor tego gatunku wewnątrz płatów macierzystej roślinności. Stąd wniosek, że skład gatunkowy *Carex* w zespołach

makroszczątków pochodzących spoza strefy porośniętej szuwarem jest odzwierciedleniem udziału poszczególnych gatunków w budowie tylko wewnętrznego, kontaktującego się z lustrem wody pasa szuwaru.

W tym świetle nieco inaczej należy traktować licznie odnajdywane we wszystkich zbiornikach diaspory *Carex vulpina*. Gatunek ten w głębszych zbiornikach o stromych brzegach — co obserwowano także w Gliniance Piekary — rośnie często pojedynczo, nad samą wodą, w fitocenozach wąskiego pasa szuwarów. W bardzo płytkich zbiornikach będących w terminalnych stadiach rozwoju może tworzyć liczne kępy, daleko wykraczające poza zwarty pas szuwarów. Sprawia to, że duża część diaspor tej turzycy rozpraszana jest w obrębie lustra wody i kumulowana w osadach poza współczesnym zasięgiem zwanego pasa szuwarów. Przykładem są tu zbiorniki w Sławkowie i Z I, gdzie jej liczną reprezentację należy przypisać właśnie istnieniu takich kęp. Predyspozycja tego gatunku do zajmowania siedlisk w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody powoduje, że we wszystkich badanych zbiornikach jest on dobrze reprezentowany w zespołach makroszczątków i „łatwo wykrywalny”, nawet gdy współcześnie w szuwarach występują tylko pojedyncze rośliny, jak w przypadku zbiornika Z II. W zbiorniku Z I dobrze reprezentowana w zespołach makroszczątków była także stosunkowo nieliczna we współczesnych szuwarach *Carex pseudocyperus*. Dużą liczbę diaspor tego gatunku, odnanioną tu w ogółem 14 próbach, należy podobnie jak w przypadku *C. vulpina* przypisać preferencjom siedliskowym tej niewielkiej turzycy. W małych, wypłyconych zbiornikach, jak w Z I, rośnie ona często w bezpośrednim sąsiedztwie wody, poza zwanym, budowanym przez wyższą roślinność szuwarem. Wybiera nierzadko okresowo przesychnające zatoczki, pozbawione wysokiego szuwaru podmokłe brzegi lub nawet, jak w zbiorniku Z I, wyspy tworzone przez kępy innych roślin. Jednak mimo takich preferencji siedliskowych, które w większości przypadków mogą sprzyjać rozpraszaniu diaspor i zwiększać szansę na ich wykrycie w osadach, zdarza się czasem, jak w Z II, że gatunek ten trudno wykryć. Brak reprezentacji *C. pseudocyperus* w zespołach makroszczątków tego zbiornika spowodowany był lokalizacją jego stanowisk. Turzyca ta rosła tu tylko w głębi rozległych płątów *Eleocharietum palustris*, porastających szerokie, muliste brzegi wschodniej części misy. W gęstej roślinności jej diaspory były zapewne zatrzymywane i koncentrowały się w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych. Zjawisko to zaobserwowano w próbie nr 27 w zbiorniku Z I (schem. 2), gdzie odnaleziono największą, dwukrotnie wyższą niż w kolejnej próbie, liczbę diaspor. Była ona zlokalizowana w odległości mniejszej niż 1 m od roślin macierzystych, na skraju płątu *Eleocharis palustris*, w którym te rosły.

Spośród wszystkich gatunków *Carex* rosnących współcześnie w badanych zbiornikach swojej reprezentacji w zespołach szczątków karpologicznych nie miały tylko najmniej liczne współcześnie i rosnące dalej od lustra wody *Carex bohemica* i *C. vesicaria*. Generalnie wskazane znaczenie diaspor *Carex* jako grupy makroszczątków często dobrze odzwierciedlających rolę roślinności macierzystej w formowaniu szuwarów jest istotne w praktyce, ponieważ orzeszki

Carex należą do dobrze zachowujących się oraz najczęściej i najliczniej odnajdywanych szczątków karpologicznych roślin szuwarowych (np. TOBOLSKI, 2000; DIEFFENBACHER-KRALL, 2007). Ponadto ich dobrze poznana budowa opisana w wielu opracowaniach (m.in.: BERGGREN, 1969; CAPPERS i in., 2006; VELICHKEVICH i ZASTAWIAK, 2006) pozwala na stosunkowo łatwą identyfikację większości zachowanych okazów do poziomu gatunku. Dobrze reprezentowany w zespołach makroszczątków był także *Bulboschoenus maritimus*, który w zbiorniku Z II stanowił, obok turzyc, ważny składnik szuwarów (tabela 2). Jego diaspory odnaleziono również w próbach ze zbiornika Z III, gdzie budował tylko niewielkie płyty roślinności. W obu przypadkach można uznać, że liczebność odnalezionych diaspor dobrze odzwierciedlała jego rolę w budowaniu współczesnych szuwarów. Podobnie jak w przypadku *Carex*, związane to było z występowaniem współczesnych płatów tego gatunku w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody. Z podobnych przyczyn dość dobre odzwierciedlenie w zespołach makroszczątków zarówno płytkich zbiorników Z II, Z III, jak i większej Glinianki Piekary miała też *Glyceria maxima*, stanowiąca tam istotny składnik szuwarów. Gatunek ten dość dobrze odzwierciedlenie znalazł także w zespołach makroszczątków ze zbiornika w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012).

Budujący w płytkich zbiornikach Z I, Z II i Z III znacznej wielkości płyty niskich szuwarów *Eleocharis palustris* był we wszystkich przypadkach zdecydowanie nadreprezentowany. Tylko w dużym, głębokim zbiorniku Glinianka Piekary jego reprezentacja dobrze koresponduje ze współczesnym pokryciem. Nadreprezentację tego gatunku w płytkich zbiornikach wiązać należy przede wszystkim z lokalizacją punktów poboru prób, położonych w kilku przypadkach na samym skraju lub w nawet w obrębie płatów *E. palustris* (schem. 2, 5 i 8), gdzie mogło dochodzić do znacznej koncentracji diaspor. Potwierdza to bardzo duża ich liczba w takich próbach, jak 2 i 34 w zbiorniku Z I czy 2, 17 i 34 w zbiorniku Z II. Dużą koncentrację szczątków tego gatunku w próbach mogło dodatkowo spowodować szepianie się opatrzonych długimi wyrostkami diaspor i ich migracja w pakietach po kilka sztuk, co obserwowano w zbiorniku Z I, w płacie roślinności w rejonie próby nr 34 (fot. 20a). Odwrotna sytuacja miała miejsce w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), gdzie reprezentacja diaspor *E. palustris* w zespołach szczątków karpologicznych była niewielka i nie odzwierciedlała współczesnej roli tego gatunku w kompleksie zbiorowisk szuwarowych. Ponieważ punkty poboru prób w tym zbiorniku były zlokalizowane w znacznej odległości od współczesnych płatów macierzystej *E. palustris*, także tu sytuację tę dobrze tłumaczy depozycja większości nasion w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych.

Spośród pozostałych gatunków mających w badanych zbiornikach mniejsze znaczenie w budowaniu współczesnych fitocenz szuwarowych we wszystkich przypadkach dobrze w zespołach makroszczątków reprezentowana była *Sparganium erectum*. Gatunek ten we wszystkich zbiornikach przynajmniej część stanowisk miał w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody, co umożliwiało dyspersję nasion. Na dobrą reprezentację *Sparganium erectum* wpływ miała za-



Fot. 20. Przykłady agregacji owoców (fot. A. SZYMCZYK):

a — szczepiające się owocki *Eleocharis palustris*, **b** — zlepione pajęczyną owoce *Sparganium emersum*

Phot. 20. Examples of aggregation fruits (phot. A. SZYMCZYK):

a — connected fruits of *Eleocharis palustris*, **b** — stuck together with cobwebs fruits of *Sparganium emersum*

pewne także budowa masywnych diaspor dobrze zachowujących się w osadach, czego dowodem są liczne znaleziska jej endokarpów w osadach na stanowiskach z całej Europy (VELICHKEVICH i ZASTAWIAK, 2006). Dobrze reprezentowany, ale tylko w zbiorniku Z II, był także *Scirpus sylvaticus*, gatunek obecny w każdym zbiorniku, ale wszędzie rzadki. Podobnie jak w przypadku *Schoenoplectus tabernaemontani*, zarówno jego dobrą reprezentację w zbiorniku Z II, jak i brak diaspor w próbach pozostałych badanych zbiorników i zbiornika w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) tłumaczyć może koncentracja nasion w pobliżu roślin macie-

rzystych. Świadczy o tym odnalezienie wszystkich diaspor tego gatunku tylko w jednej próbie, zlokalizowanej w odległości ok. 1 m od kępy *S. sylvaticus* w zbiorniku Z II. Podobnie jak w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), generalnie dość dobre odzwierciedlenie w liczebności szczątków karpologicznych w badanych zbiornikach mają także *Schoenoplectus tabernaemontani* i *Schoenoplectus lacustris*. Jest ono widoczne w zbiornikach Z I i Z III. Wyrażna nadreprezentacja tego gatunku w zespołach makroszczątków ze zbiornika Z II spowodowana była bardzo wysoką koncentracją diaspor tylko w trzech (nr 2, 17 i 34) z 27 prób, w których je stwierdzono. Próby te zawierały ponad 73% wszystkich diaspor tego gatunku odnalezionych w zbiorniku. Punkty poboru prób z tak wysoką koncentracją nasion zlokalizowane były w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych. Były to miejsca osłonięte, bardzo płytkie i porośnięte przez niższą roślinność (głównie *E. palustris*), która uniemożliwiła rozproszenie diaspor. Brak diaspor *Schoenoplectus lacustris* w próbach osadów ze zbiornika Glinianka Piekary można tłumaczyć podobnie jak jego nadreprezentację w zbiorniku Z II. Pojedyncze osobniki tego gatunku rosły tu wprawdzie w odległości ok. 10 m od punktów poboru osadów, ale wśród roślinności, która mogła powodować koncentrację diaspor w pobliżu roślin macierzystych.

Reprezentację rodzaju *Juncus* w zespołach makroszczątków można ocenić w poszczególnych zbiornikach różnie. Wysoka produkcja nasion charakterystyczna dla rodzaju *Juncus* (McCARATHY, 1971; ŠERÁ i ŠERÝ, 2004; BIRKS, 2007) generalnie predestynuje go do nadreprezentacji. Było tak w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), a w jeszcze większym stopniu — w zbiorniku Z III. Liczba odnalezionych w tym zbiorniku diaspor nie korespondowała z nieliczną współczesną populacją tego gatunku ograniczającą się do pojedynczych kęp, co jest efektem przede wszystkim rozmieszczenia roślin w pobliżu lustra wody. Taka lokalizacja stanowisk umożliwia przenikanie do zbiornika dużej liczby małych, ale niemających przystosowań do rozprzestrzeniania się na większe odległości i szybko tonących nasion. Za dobrze korespondującą ze współczesnym pokryciem można natomiast uznać liczebność nasion w zbiorniku Z I, gdzie znaczna część roślin rosła w odległości ponad 1 m od lustra wody lub była od niej oddzielona inną roślinnością. Zapewne głównie z podobnego powodu rodzaj *Juncus* dość dobrze reprezentowany był także w zbiorniku Z II i w Gliniance Piekary. W tej ostatniej zwraca jednak uwagę wysoka koncentracja diaspor w pojedynczej próbie nr 51, która zawierała ponad 82% wszystkich nasion *Juncus* z tego zbiornika i nieco zawyżała liczebność szczątków tego gatunku. Koncentracja ta była zapewne konsekwencją przemieszczania się drobnych nasion *Juncus* sp. po dnie i ich gromadzenia w najniższym jego punkcie.

Pośród gatunków niebudujących szuwarów, ale mających swoje siedliska w zbiorowiskach szuwarowych generalnie dobrze, podobnie jak w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), choć nie we wszystkich zbiornikach jednakowo, reprezentowane były *Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria* i *Mentha* sp. Czynniki decydującymi o mniejszej lub większej liczbie diaspor odnajdywanych w próbach były, poza liczebnością współczesnych osobników, lokalizacja

stanowisk i położenie względem nich punktów poboru prób. Wszędzie dobrze reprezentowana była *Lysimachia vulgaris*, która we wszystkich zbiornikach miała stanowiska w bezpośrednim sąsiedztwie lustra wody. Umożliwiło to przenikanie jej nieprzystosowanych do dalszego transportu i stosunkowo szybko tonących nasion do zbiornika. Diaspor *Bidens tripartita* nie odnaleziono tylko w zbiorniku Z II. Stało się tak ze względu na małą liczbę współcześnie występujących roślin rosnących jedynie w obrębie płątów *E. palustris* i w zatoczkach wcinających się w pas szuwarów. Najprawdopodobniej duże nasiona tego gatunku, ze względu na swoją budowę predestynowane do „kotwiczenia” w roślinności, koncentrowały się tu w najbliższym sąsiedztwie roślin macierzystych. Znaczenie położenia stanowisk macierzystej roślinności dobrze obrazuje także przykład *Lythrum salicaria*. Mimo że gatunek ten produkuje bardzo dużo diaspor, w zbiorniku Z III, gdzie nie miał stanowisk w pobliżu lustra wody, wcale nie był reprezentowany w zespołach szczątków karpologicznych. Nieco mniejszą niż w zbiornikach Z I i Z II liczbę diaspor *Lycopus europaeus* odnalezioną w zbiorniku Z III tłumaczyć można koncentracją większości jego tutejszej populacji z daleka od lustra wody, w głębi szuwaru, głównie na brzegach zatoczki w zachodniej części zbiornika. W Gliniance Piekary, gdzie słabiej rozwinięta roślinność szuwarowa nie miała tak istotnego znaczenia dla koncentracji diaspor roślin często rosnących tam bezpośrednio nad wodą, słabą reprezentację *L. europaeus* można tłumaczyć rozproszeniem w dużym zbiorniku nasion, mających predyspozycję do dość długiego utrzymywania się na powierzchni wody. Prawdopodobnie rozproszenie zadecydowało także o mniejszej liczbie odnajdywanych w zbiornikach Z III i Glinianka Piekary szczątków karpologicznych *Mentha* sp. Przy czym jego przyczyną było zapewne w tym przypadku przemieszczanie się drobnych nasion po dnie. Wśród pozostałych gatunków występujących w szuwarach dobrze reprezentowane były również *Rorippa palustris* w zbiorniku Z II i *Rumex hydrolapathum* w zbiorniku Z III. Brak diaspor lub słaba reprezentacja tych gatunków w pozostałych zbiornikach wynika przede wszystkim z niewielkiej ich liczebności we współczesnych fitocenozach. Na uwagę zasługuje też dobra reprezentacja *Scutellaria galericulata* w Gliniance Piekary. Gatunek ten rósł tam głównie na kępach roślinności porastającej martwe pnie wierzb, wystające z wody i tworzące swoiste mikrowyspy w obrębie jej tafli. Taka lokalizacja stanowisk *S. galericulata* umożliwiała przenikanie diaspor tego gatunku do zbiornika. Potwierdzać to może brak jej diaspor w pozostałych zbiornikach, gdzie nieliczne jej stanowiska ograniczały się do niewielkich, wypełnionych osadami zatoczek w głębi szuwarów lub podmokłych miejsc oddalonych od lustra wody o więcej niż 1 m. Dobra reprezentacja *S. galericulata* w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) również była wynikiem zajmowania przez ten gatunek specyficznych siedlisk. Większość populacji tego gatunku rosła tu na podobnych mikrowysepkach, ale tworzonych przez obumierające kępy *Carex vulpina*.

Za dość dobrą w Gliniance Piekary, a zbyt słabą w zbiornikach Z I, Z II i Z III należy uznać reprezentację *Eupatorium cannabinum* i gatunków z rodzaju

Epilobium. Wynik ten zaskakuje, biorąc pod uwagę fakt, że rośliny te produkują dużą liczbę nasion zaopatrzonych w aparat lotny (fot. 19a) i mogących przynajmniej teoretycznie przenosić się na duże odległości. Przy takich przystosowaniach należałoby się spodziewać raczej ich nadreprezentacji, jak miało to miejsce w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCHYK, 2012). Jedną z przyczyn takiej sytuacji jest struktura i wielkość pasa szuwarów w poszczególnych zbiornikach oraz rozmieszczenie w jego obrębie roślin macierzystych. Zarówno *Epilobium hirsutum*, *E. parviflorum* i *E. palustre* występujące w badanych zbiornikach, jak i *Eupatorium cannabinum* rosną nad różnego typu zbiornikami i tolerują różne warunki wilgotnościowe. W zależności od ukształtowania misy mogą porastać wewnętrzną bądź zewnętrzną stronę pasa szuwarów. Mogą także pojawiać się w wypłyconych, mulistych zatoczkach lub jak *E. cannabinum*, który znosi bardziej przesuszone siedliska, na wyniesionych skarpach czy stromych brzegach pozbawionych wysokich szuwarów. Dla dyspersji nasion istotna jest także wysokość poszczególnych gatunków *Epilobium*, z których najwyższy i produkujący najwięcej nasion to *E. hirsutum* (SHAMSI, WHITEHEAD, 1974). Jest to gatunek, którego diaspory stanowią zapewne większość spośród odnajdywanej reprezentacji *Epilobium*. Wysoka roślinność szuwarowa w przypadku, gdy rośliny macierzyste są nią osłonięte, może zatrzymywać lotne nasiona *E. cannabinum* i *Epilobium* sp. Nadreprezentacja *E. cannabinum* i w mniejszym stopniu *Epilobium hirsutum* w zbiorniku w Sławkowie, mimo że należy on do obiektów płytkich z bardzo dobrze rozwiniętym szuwarem i mimo małej liczby stwierdzonych roślin macierzystych, spowodowana była lokalizacją stanowisk *E. hirsutum* w pobliżu wody i *E. cannabinum*, zajmującego nieco wyniesione w stosunku do otaczającego szuwaru miejsca. Mając na względzie wszystkie uwarunkowania, dobrą reprezentację *Epilobium* sp. i *E. cannabinum* w Gliniance Piekary i jednocześnie słabą w zbiornikach Z I, Z II i Z III należy tłumaczyć różnicami w ukształtowaniu misy i rozległości pasa szuwarów. W Gliniance Piekary w stosunku do małych i płytkich zbiorników Z I, Z II i Z III szuwały były słabo rozwinięte, szczególnie we wschodniej części misy, mającej jednocześnie dość strome brzegi. Na podstawie tych obserwacji można stwierdzić, że generalnie w młodych zbiornikach ze słabo rozwiniętym wąskim pasem wysokich szuwarów lub w zbiornikach, których brzegi charakteryzuje zróżnicowanie siedlisk wynikające z ukształtowania misy, można spodziewać się lepszej reprezentacji, a czasem nadreprezentacji *Epilobium* sp. i *E. cannabinum* niż w niewielkich, płytkich zbiornikach w terminalnym stadium rozwoju, dla których charakterystyczne jest swego rodzaju ujednolicenie siedliskowe strefy brzegowej i silny rozwój roślinności szuwarowej.

W stosunku do współczesnego pokrycia reprezentację *Polygonum lapathifolium* w zespołach szczątków karpologicznych zbiorników Z I i Z III można uznać za zbyt wysoką. Czynnikiem sprzyjającym tej nadreprezentacji mogą być predyspozycje orzeszków tego gatunku do dobrego zachowywania się w osadach, czego dowodem jest ich obecność w licznych kopalnych florach (VELICHKEVICH i ZASTAWNIAK, 2008). Nieco lepiej ze współczesnym pokryciem

tego gatunku korespondowała jego reprezentacja w zbiorniku Z II. W Gliniance Piekary odnaleziono natomiast tylko dwa owocki *P. lapathifolium*, co mogło wynikać z rozproszenia diaspor tego gatunku w dużym zbiorniku. Zdecydowanie nadreprezentowanym gatunkiem w porównaniu ze współczesnym pokryciem była także *Chenopodium rubrum*. W jej przypadku czynnikiem sprzyjającym licznej reprezentacji w zespołach makroszczątków, oprócz predyspozycji do dobrego zachowywania w kopalnych florach, była także charakterystyczna zdolność do produkcji bardzo dużej liczby nasion (VAN DER SMAN i in., 1992). Do często nadreprezentowanych gatunków wchodzących w skład szuwarów badanych zbiorników należały: *Alisma plantago-aquatica*, *Chenopodium rubrum*, *Ranunculus sceleratus* i *Stellaria uliginosa*. Jednak żaden z tych gatunków nie był nadreprezentowany we wszystkich zbiornikach, w których występował. *Alisma plantago-aquatica* w zbiorniku Z I i Z III była zdecydowanie nadreprezentowana, podczas gdy w Gliniance Piekary i zbiorniku Z II jej reprezentacja bardziej odpowiadała roli tego gatunku w budowaniu współczesnych szuwarów. Podobnie było z *Chenopodium rubrum* zdecydowanie nadreprezentowanym w małych zbiornikach Z I, Z II i Z III, a mającym dość adekwatną do współczesnej liczebności tego gatunku reprezentację w Gliniance Piekary. W tym przypadku należy jednak wziąć pod uwagę, że niewielka część diaspor odnalezionych w zbiorniku, których oznaczenie mogło być niepewne z uwagi na stopień zniszczenia i odbiegające od typowych rozmiary, mogła pochodzić od licznie rosnących dalej od misy *Chenopodium album*. Diaspory tego gatunku zaś łatwo mogły być przeniesione do zbiornika przez ptaki (BASSETT i CROMPTON, 1978). *Ranunculus sceleratus* zdecydowanie nadreprezentowany był w zbiornikach Z I i Z III, a w mniejszym stopniu w zbiorniku Z II. Podobny wniosek nasuwa się także w odniesieniu do licznej reprezentacji diaspor *Stellaria uliginosa* w zbiornikach Z I i Z III, podczas gdy w przypadku zbiorników Z II i Glinianka Piekary reprezentację tego gatunku należy uznać za bardziej adekwatną do współczesnego pokrycia. Wyniki takie sugerują, że w przypadku wszystkich nadreprezentowanych w zespołach szczątków karpologicznych roślin duża liczba odnajdywanych nasion była wynikiem nie tylko lokalizacji punktów poboru prób i rozmieszczenia stanowisk, ale może nawet przede wszystkim bardzo dużej liczby produkowanych przez nie nasion. Nieobecność w zespołach makroszczątków diaspor rosnących pojedynczo w głębi pasa szuwarów takich gatunków, jak: *Galium uliginosum*, *Myosotis scorpioides*, *Sagittaria sagittifolia*, *Iris pseudacorus*, *Lotus uliginosus*, *Oenanthe aquatica* i *Scrophularia umbrosa*, należy tłumaczyć ich depozycją w bezpośrednim sąsiedztwie roślin macierzystych.

Na uwagę zasługuje generalnie liczna reprezentacja diaspor roślinności szuwarowej w próbach małych zbiorników położonych w nieckach osiadania i w próbkach zachodniej części zbiornika Glinianka Piekary. Podobnie wysoką średnią frekwencję wykazano w płytkim zbiorniku w Sławkowie (SZYMCHYK, 2012). Porównanie struktury szuwarów w poszczególnych zbiornikach i średniej liczebności szczątków w próbach wskazuje, że oprócz składu gatunkowego

jednym z najistotniejszych czynników, które wywierają wpływ na frekwencję diaspor tej grupy roślin, może być duża dostawa diaspor poza pas szuwarów, którą ułatwia długa i zróżnicowana linia kontaktu szuwaru z lustrem otwartej wody. W pewnym stopniu potwierdzać to może słabsza frekwencja diaspor w próbach wschodniej części zbiornika Glinianka Piekary, gdzie pas szuwarów był znacznie słabiej rozwinięty.

8.3. Reprezentacja ramienic oraz roślin zanurzonych i o liściach pływających

Spośród roślin zanurzonych i o liściach pływających dość dobrze reprezentowane, choć nie jednakowo we wszystkich zbiornikach, były: *Myriophyllum spicatum*, *Najas marina*, *Persicaria amphibia* i *Zannichellia palustris*, oraz gatunki z rodzaju *Potamogeton*. W przypadku *M. spicatum* liczebność owoców, w przeciwieństwie do stwierdzonej w innych pracach (BIRKS, 1973; BIRKS i in., 1976), dość dobrze odzwierciedlała rolę tego gatunku w fitocenozach wodnych, szczególnie zbiornika Glinianka Piekary. Podobne wyniki uzyskano w eutroficznym jeziorze Dianchi w Chinach (LU i in., 2012) i niewielkim Green Plantation Pond w Anglii, gdzie zmiany liczebności diaspor oddawały krótkotrzałe zmiany pokrycia (CLARKE i in., 2014). Mała liczba diaspor *M. spicatum* w zbiorniku Z III i ich brak w zbiorniku Z II również dobrze korespondowały z jego niewielkim udziałem we współczesnych fitocenozach. Inaczej było w zbiorniku Z I, gdzie gatunek ten współcześnie nie odgrywał głównej roli (tabela 1), a jego owoce dominowały wśród odnalezionych tu szczątków karpologicznych roślin naczyniowych. O jego nadreprezentacji zdecydowała wysoka koncentracja diaspor stwierdzona w próbach 16 i 22, będąca wynikiem obecności całych lub fragmentów owocostanów pochodzących z ostatniego sezonu. Możliwość ich odrywania np. przez żerujące ptaki i przemieszczania się po powierzchni stwierdzili już A.C. MARTIN i F.M. UHLER (1939).

Najas marina należy do gatunków jednorocznych (AGAMI i WASEL, 1984) produkujących dużo nasion (WATTS i WINTER, 1966). Prawdopodobnie głównie dlatego dobrze reprezentowana była w zbiornikach Z II i Z III. Liczba znalezionych tam diaspor bardzo dobrze oddawała jej rolę jako jednego z najważniejszych gatunków wchodzących w skład fitocenozy roślinności wodnej. Liczebność diaspor dość dobrze odzwierciedlała także rolę tego gatunku w fitocenozach zbiornika Z I, mimo że w porównaniu ze zbiornikami Z II i Z III w stosunku do współczesnego pokrycia odnaleziono ich znacznie więcej. Takie rozbieżności w reprezentacji mogą być przyczyną innej w różnych zbiornikach produktywności, którą zaobserwowano podczas wcześniejszych badań (AGAMI, BEER i WASEL, 1984; AGAMI i WASEL, 1985), a która może być związana z głębokością, na której rosną rośliny, i współwystępowaniem innych gatunków.

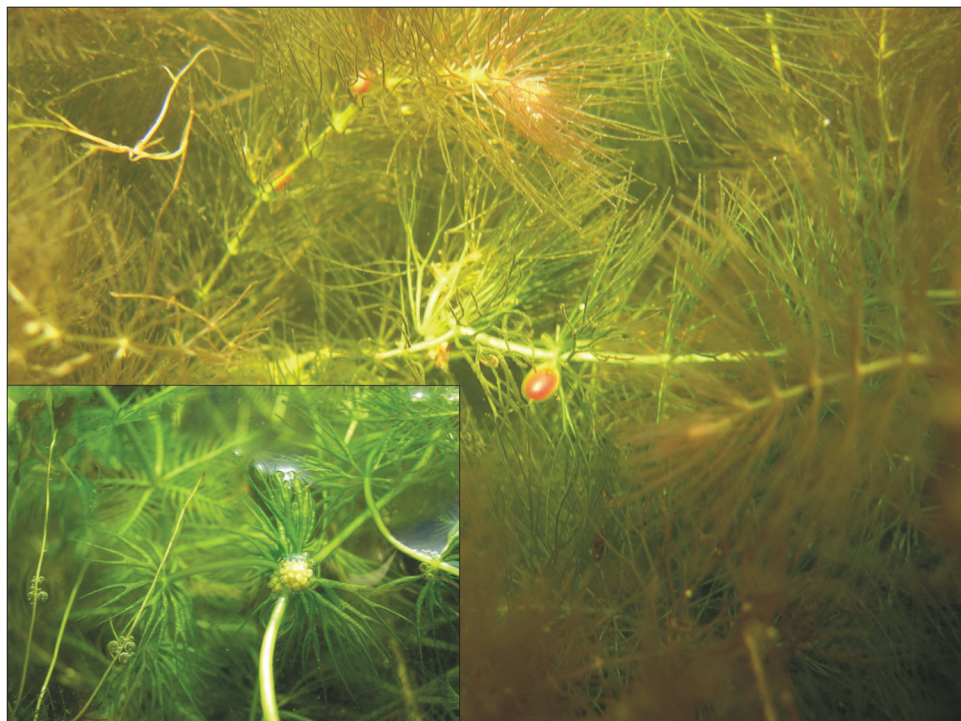
Większa liczba szczątków karpologicznych *N. marina* odnaleziona w osadach tego zbiornika mogła być także spowodowana ich dużą koncentracją w sąsiedztwie roślin macierzystych, gdzie pobrano próby (schem. 1). Duże i dość ciężkie diaspory *N. marina*, które z natury szybko toną i nie ulegają dyspersji, zostały tu najprawdopodobniej „uwięzione” przez zwarte płyty sąsiadującej roślinności (głównie *Elodea canadensis*). Na dużą liczbę diaspor *Najas marina* odnajdywanych często także w starych osadach niewątpliwie wpływ ma również twarda, nieulegająca łatwo rozkładowi okrywa nasienna. Okrywa ta nie zostaje także zniszczona podczas kiełkowania, co w przypadku wielu innych gatunków może powodować ubytek diaspor i słabszą reprezentację w tafocenozach (BIRKS, 1973; SPICER i GREER, 1986).

We wszystkich zbiornikach, również w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), dobrze reprezentowanym w zespołach makroszczątków gatunkiem była *Persicaria amphibia*. Większa, ale proporcjonalna do współczesnego pokrycia frekwencja diaspor tego gatunku w zbiorniku Z II spowodowana była rozmieszczeniem płatów roślinności macierzystej. Znaczna ich część tworzyła fitocenozy w obrębie otwartej tafli wody, poza pasem szuwarów, co ułatwiało rozprzestrzenianie owoców. Dobrze reprezentowanym gatunkiem była także *Zannichellia palustris* występująca w zbiornikach Z I i Z II. Chociaż w zbiorniku Z II, z uwagi na zbyt małą liczbę współcześnie występujących osobników i słabe zdolności rozpraszania diaspor (CLARKE i in., 2014), jej szczątków karpologicznych nie odnaleziono, liczebność owoców *Zannichellia palustris* w próbkach ze zbiornika Z I dobrze oddawała jej współczesny udział w fitocenozach. Jednakże słabe zdolności rozpraszania diaspor związane z ich budową w praktyce, przy słabym opróbowaniu zbiornika, mogą być przyczyną nadreprezentacji tego gatunku w osadach, jak miało to miejsce w małym Green Plantation Pond (CLARKE i in., 2014).

Spośród rodzaju *Potamogeton* najlepiej reprezentowanymi gatunkami były *Potamogeton crispus* i *Potamogeton lucens*. *P. crispus* najlepiej reprezentowany był w zbiorniku Glinianka Piekary. Liczebność jego endokarpów w osadach tego zbiornika dobrze odzwierciedlała jego rolę jako jednego z dwu głównych gatunków budujących fitocenozy roślin zanurzonych i o liściach pływających. Dość dobrze znaczenie we współczesnych fitocenozach oddawała także liczebność diaspor tego gatunku w zbiorniku Z I. Z kolei nieobecność endokarpów *P. crispus* w zbiornikach Z II i Z III wynikała z bardzo małej frekwencji tego gatunku w miejscowych fitocenozach. Jak wykazali G.H. CLARKE i in. (2014), liczebność diaspor tego gatunku dobrze wskazywała na zmiany jego pokrycia także w małym Green Plantation Pond. Natomiast gatunek *Potamogeton lucens* charakteryzował się dobrą reprezentacją w zbiorniku Glinianka Piekary. Nieco nadreprezentowany był w małym zbiorniku Z III, gdzie porównanie liczebności jego szczątków karpologicznych z liczbą pozostałych diaspor wodnych roślin naczyniowych wskazywało nieprawidłowo na jego dominację. Jednym z powodów takiej sytuacji mogło być obserwowane bardzo obfite owocowanie tego gatunku w płytkich, ciepłych wodach zbiornika i być może możliwość rozpraszania dia-

spor wraz z oderwanymi fragmentami owocostanów, dzięki czemu wykrywane były one w wielu próbach.

Generalnie gorzej współczesne pokrycie odzwierciedlała liczebność diaspor *Potamogeton pectinatus* i *P. pusillus*. *P. pectinatus* dobrze reprezentowany był w zbiorniku Z III. Natomiast w zbiorniku Z II był już nadreprezentowany, co wynikało z dużej koncentracji diaspor w jednej z prób (nr 5, schem. 4). Zbyt mała w stosunku do współczesnego pokrycia reprezentacja tego gatunku w zbiorniku Z I wynikać mogła z rozmieszczenia płatów roślinności macierzystej. Były one tu skoncentrowane na niewielkiej powierzchni w północno-zachodniej części zbiornika i otoczone gęstymi grupami innej roślinności (głównie *Elodea canadensis*), której pędy sięgały powierzchni wody. Mogło to ograniczać możliwość dyspersji diaspor, stąd też odnaleziono je zaledwie w 2 próbach pobranych w niewielkiej odległości od roślin macierzystych. Podobnie w tym samym zbiorniku i zbiorniku Z III można tłumaczyć nieco za słabą, w stosunku do współczesnego pokrycia, reprezentację *P. pusillus*. Z kolei liczna jego reprezentacja w zbiorniku Z II, podobnie jak w przypadku *P. pectinatus*, wynikała głównie z bardzo dużej koncentracji endokarpów (schem. 4) w dwu próbach (nr 2 i 5), w których mogły być deponowane całe owocostany.



Fot. 21. Kwitnący i owocujący rogatek krótkoszyjkowy *Ceratophyllum submersum* w zbiorniku Z II (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 21. Blooming and fruiting *Ceratophyllum submersum* in the reservoir Z II (phot. A. SZYMCZYK)

Dość dobrze, choć również niejednakowo we wszystkich zbiornikach, reprezentowany był *Ceratophyllum submersum* stanowiący istotny, a nawet dominujący, jak w zbiorniku Z III, element fitocenoz wodnych. W zbiorniku Z III liczna reprezentacja jego diaspor dobrze wskazuje na ten gatunek jako element dominujący w fitocenozach. Słabiej, ale również dobrze korelacja wypada w zbiornikach Z I i Z II, gdzie liczba odnalezionych diaspor sugeruje nieco mniejsze pokrycie niż ma to miejsce w rzeczywistości. Podobny wniosek można także wysunąć w odniesieniu do reprezentacji *Ceratophyllum demersum* w zbiorniku Glinianka Piekary. Brak natomiast diaspor tego gatunku w zbiorniku Z I należy przypisać jego niewielkiej współczesnej frekwencji w tym miejscu. Podobnie reprezentację *C. demersum* w małym, dość płytkim zbiorniku Green Plantation Pond w Anglii uznano za dobrą (CLARKE i in., 2014). Biorąc pod uwagę niewielką liczbę nasion produkowanych przez rodzaj *Ceratophyllum* rozmnażający się przede wszystkim wegetatywnie (PIETERSE i MURPHY, 1990), zaskakuje relatywnie dobra jego reprezentacja, tym bardziej, że jego diaspory dość rzadko i zwykle nielicznie odnajdywane są w starszych osadach (np. FAJER i in., 2012; GAŁKA i in., 2014). Ten dobry wynik, szczególnie w małych zbiornikach Z I, Z II i Z III, jest prawdopodobnie konsekwencją dużej w badanych zbiornikach liczby owocujących okazów (fot. 21), która wynika ze specyfiki tych obiektów. *C. submersum* i *C. demersum* są gatunkami o wymaganiach termicznych, które



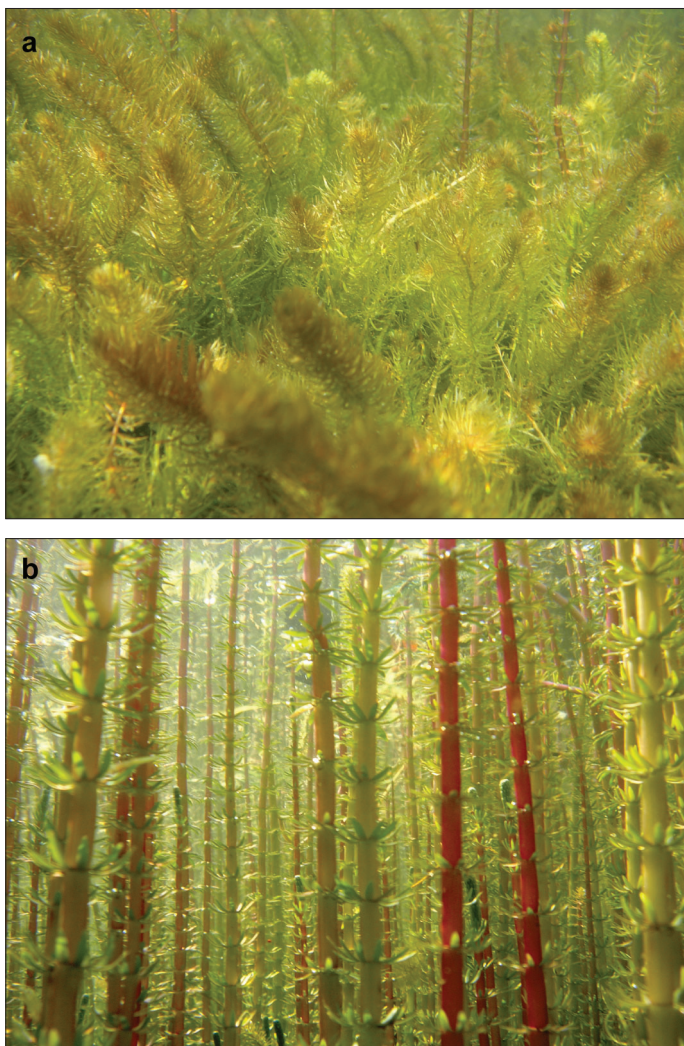
Fot. 22. Kwitnąca moczarka kanadyjska *Elodea canadensis* w zbiorniku Z I (fot. A. SZYMCZYK)

Phot. 22. Blooming *Elodea canadensis* in the reservoir Z I (phot. A. SZYMCZYK)

do rozmnażania generatywnego potrzebują wysokiej temperatury wody (CASPER i KRAUSCH, 1980). Płytkie, silnie nagrzewające się latem (miejscami nawet do 27°C) zbiorniki stwarzają optymalne warunki do jego kwitnienia i owocowania. O dużym korzystnym dla *Ceratophyllum* nagrzewaniu się wód zbiorników świadczy także dość regularne i obfite kwitnienie rzadko w naszym klimacie wytwarzającej kwiaty *Elodea canadensis* (KŁOSOWSKI i KŁOSOWSKI, 2006), (fot. 22). Nasuwa się zatem wniosek, że jedną z przyczyn generalnie słabej reprezentacji diaspor *Ceratophyllum* sp. w osadach wielu zbiorników mogą być warunki termiczne, które nie sprzyjają rozmnażaniu generatywnemu, a jednocześnie nie przeszkadzają w funkcjonowaniu licznej populacji rozmnażającej się wegetatywnie. Podobnie jak w Gliniance Piekary, w przypadku tych gatunków w większych zbiornikach szczątki karpologiczne mogą zawodzić w ocenie nie tylko frekwencji, ale i ich obecności (LU i in., 2012). Biorąc pod uwagę fakt, że np. *Ceratophyllum demersum* może rozwijać się na głębokości nawet do 10 m (HANNON i GAILLARD, 1997), brak szczątków karpologicznych może nie wykluczać istnienia populacji rozmnażającej się głównie wegetatywnie w głębszych, chłodniejszych partiach jezior, a jednocześnie można sobie wyobrazić, że odnalezienie nawet pojedynczych diaspor może świadczyć o dominacji tych gatunków. W świetle dotychczasowej wiedzy, prawidłowa ocena występowania rodzaju *Ceratophyllum* wymaga zatem także analizy szczątków wegetatywnych takich, jak końcówki liści, które dobrze zachowują się w osadach (SPICER i GREER, 1986) i, jak dowodzą prowadzone dotychczas badania (np. DAWIDSON i in., 2005), wykrywane są nawet wtedy, gdy nie stwierdza się owoców ani pyłku (np. GAŁKA i in., 2014). Analogiczną sytuację, lecz w odniesieniu do innego gatunku obserwowano w zbiorniku w Sławkowie. Dominująca tam *Hippuris vulgaris* była bardzo słabo reprezentowana w zespołach szczątków karpologicznych, ponieważ większość jej populacji w zbiorniku stanowiła forma *submersa*, rozmnażająca się wyłącznie wegetatywnie (SZYMCZYK, 2012).

W zbiornikach Z III i Glinianka Piekary dość dobrze współczesny udział w fitocenozach odzwierciedlała także reprezentacja diaspor *Batrachium circinatum*. Jednak w małych zbiornikach Z I, a szczególnie Z II gatunek ten, podobnie jak w małym angielskim Green Plantation Pond (CLARKE i in., 2014), był już zdecydowanie nadreprezentowany. Wynikało to prawdopodobnie z rozmieszczenia jego współczesnych fitocenoz, które sprzyjało bardzo dużej koncentracji diaspor. Nie bez znaczenia jest również zdolność diaspor *Batrachium* sp. do dobrego zachowywania się w osadach, o czym świadczy częste ich występowanie we florach kopalnych (VELICHKEVICH i ZASTAWNIAK, 2008). Na frekwencję jego szczątków karpologicznych, podobnie jak w przypadku *Najas marina*, nie wpływa też kiełkowanie, które nie powoduje całkowitego zniszczenia łupiny nasion, co pozwala na oznaczenie.

Rola ramienic w budowaniu współczesnych fitocenoz była różna w poszczególnych badanych zbiornikach. W zbiornikach Z I i Z II były one jednym z dominantów, natomiast ich pokrycie w zbiornikach Z III i Glinianka Piekary było w porównaniu z innymi roślinami niewielkie. Mimo to oospory



Fot. 23. *Hippuris vulgaris* w zbiorniku w Sławkowie (fot. A. SZYMCZYK):

a — fragment dna z formą *submersa*, **b** — fragment dna z formą wynurzoną

Phot. 23. *Hippuris vulgaris* in Sławków reservoir (phot. A. SZYMCZYK):

a — the fragment of the bottom with form *submersa*, **b** — the fragment of the bottom with a emergent form

Chara sp. zdecydowanie dominowały liczebnie wśród diaspor odnalezionych w zbiornikach Z I i Z III, a w zbiorniku Z II niewiele ustępowały liczebnością szczątkom *Batrachium* sp. Tylko w Gliniance Piekary, gdzie *Chara* sp. poza jednym miejscem nie tworzyła większych skupisk, liczebność oospor dość dobrze odzwierciedlała rolę tych glonów w formowaniu współczesnych fitocenoz. Na mniejszą liczbę odnalezionych diaspor wpływ miała tu także wielkość zbiornika, w którym łatwo przemieszczające się po dnie lekkie oospory (SZYMCZYK, 2012) mogły być rozpraszane po misie. Nadreprezentacja szczątków karpologicznych

Chara sp. we wszystkich małych zbiornikach, stwierdzona także w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012) i wykazywana w wielu innych pracach (KAUTSKY, 1990; ZHAO i in., 2006; STEINHARDT i SELIG, 2007; CLARKE i in., 2014), wynika generalnie z bardzo dużej produkcji oospor przez te glony (BONIS i GRILLAS, 2002) i tworzenia obfitego ich banku w osadach (VAN DEN BERG, 1999).

Słabo reprezentowane jedynie w jednym zbiorniku Z III i tylko przez jeden owoc były gatunki z rodzaju *Lemna* sp. Ich diaspyry również niezbyt często odnajduje się w starszych osadach. Nie były także reprezentowane w zbiorniku badanym przez T.A. DAVIDSONA i in. (2005), gdzie wcześniej udokumentowano ich fitocenozy. Jednak jak wykazały badania próbek powierzchniowych w dość płytkim zbiorniku w Anglii (CLARKE i in., 2014), diaspyry *Lemna* sp. czasem mogą dość dobrze odzwierciedlać krótkoterminowe zmiany jej liczebności.

8.4. Reprezentacja drzew i krzewów

W pobliżu wszystkich zbiorników licznie występowały wiatrosiewne gatunki drzew. Pospolicie rosła tu produkująca bardzo dużą liczbę owoców brzoza, częste były także różne gatunki *Salix*, *Populus tremula*, a wokół Glinianki Piekary również *Pinus sylvestris*. Znacznie mniej było ciężkonasiennych drzew gatunków, dla których ewentualnym wektorem długodystansowego transportu diaspor mogły być tylko ptaki. Do najliczniej reprezentowanych w dawnych osadach drzew należą gatunki *Betula* sect. *Alba* (TOBOLSKI, 2000; BIRKS, 2007). Dotychczasowe badania współczesnych osadów dowodzą, że szczątki karpologiczne *Betula* sp. również w nich są najliczniejsze i często nadreprezentowane (WAINMAN i MATHEWES, 1990; BIRKS, 1980). Podobnie było w badanych zbiornikach i w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), gdzie owocki *Betula pendula* stanowiły ogromną większość diaspor reprezentujących drzewa i krzewy. Jednak ich liczebność w małych zbiornikach Z I, Z II i Z III nie była bardzo duża. Spośród małych zbiorników najwięcej owoców odnaleziono w osadach zbiornika Z I, gdzie drzewa rosły najbliżej lustra wody (schem. 3, tabela 1). O wiele mniej było ich w zbiornikach Z II i Z III, w przypadku których rośliny macierzyste rosły dalej (schem. 6 i 9, tabela 2—3), oddzielone od lustra wody szerokim pasem szuwaru. Mimo stosunkowo niewielkiej reprezentacji, liczba odnalezionych owoców w małych zbiornikach była i tak nieproporcjonalnie duża w stosunku do udziału tego gatunku w zadrzewieniach w promieniu 100 m od ich mis. W małych zbiornikach wśród drzew dominowały bowiem rosnące bliżej lustra wody różne gatunki *Salix* i *Populus tremula*, których reprezentacja w zespołach makroszczątków była znikoma. W większym zbiorniku Glinianka Piekary brzozy rosły na samym brzegu wokół całego zbiornika. Odzwierciedliło się to w bardzo dużej liczbie znalezionych owoców (tabela 4). Jednak także tu należałoby uznać, że ze względu na liczebność odnalezionych owoców brzoza

była zdecydowanie nadreprezentowana w stosunku do pozostałych rosnących drzew. Porównanie liczby rosnących współcześnie wokół zbiorników drzew i liczby znalezionych owoców prowadzi do wniosku, że liczebność owoców brzozy w osadach, szczególnie w małych zbiornikach, bardziej zależy od odległości, w jakiej rosną drzewa macierzyste, i ich wysokości niż od liczby osobników. W małych zbiornikach lepiej wzajemne proporcje w składzie gatunkowym drzew oddawała liczebność mniej lotnych łusek owocowych. W zbiornikach Z II i Z III, w przypadku których nieliczne brzozy rosły najdalej, nie odnaleziono ich wcale, ale już w zbiorniku Z I dość dobrze oddawały one współczesny udział brzozy w zadrzewieniach. W przypadku większej Glinianki Piekary natomiast niewielka odległość drzew od lustra wody nie ograniczała możliwości dostawy do zbiornika produkowanych w dużej liczbie łusek owocowych, zatem ich reprezentacja, podobnie jak w przypadku owoców, była zbyt duża.

W zbiorniku Glinianka Piekary zaskakuje bardzo słaba reprezentacja obecnej tu *Alnus glutinosa*, która w wielu innych zbiornikach, podobnie jak *Betula pendula*, bywa często nadreprezentowana w stosunku do współczesnego udziału w fitocenozach (BIRKS, 1980; WAINMAN i MATHEWES, 1990). Znikomą liczbę owoców tego gatunku w osadach zbiornika tłumaczy prawdopodobnie odległość roślin macierzystych od lustra wody, która mogła okazać się zbyt duża dla o wiele mniej lotnych i cięższych niż w przypadku brzozy owoców lub, na co wcześniej wskazano, segregacja owoców podczas transportu i ich koncentracja w miejscach, w których nie pobierano prób.

Podobnie jak w zbiorniku w Sławkowie, w przypadku zbiornika Glinianka Piekary trudno wytłumaczyć bardzo słabą reprezentację w osadach lekkich nasion występujących w sąsiedztwie zbiornika różnych gatunków *Salix*, tym bardziej, że w innych zbiornikach ich nasiona były dość obfite i równomiernie rozmieszczone w osadach (KOFF i VANDEL, 2008). Najbardziej prawdopodobną przyczyną mógłby być ich szybki rozkład w dobrze natlenionych zbiornikach, ale możliwe jest, że opadające na powierzchnię wody nasiona *Salix* opatrzone delikatnym aparatem lotnym są łatwo spychane przez wiatr nawet pomiędzy pędy roślin, w głąb pasa szuwarów. Podobne wnioski można wysnuć w odniesieniu do nieproporcjonalnie małej, w stosunku do współczesnej obecności, liczby nasion *Populus*. W przypadku *Salix* na ogół lepiej zachowywały się w osadach fragmenty owoców. Były one częściej znajdowane niż nasiona. Jednak nawet ich liczebność była nieproporcjonalnie mała w stosunku do udziału wierzb we współczesnych fitocenozach. Ponadto o wiele mniejsze możliwości transportu fragmentów owoców niż nasion powodowały, że reprezentowały one prawdopodobnie tylko te osobniki, które rosły nad samą wodą (schem. 3).

Słaba reprezentacja pozostałych drzew i krzewów, szczególnie gatunków o cięższych nasionach, podobnie jak w zbiorniku w Sławkowie (SZYMCZYK, 2012), była efektem dużej odległości, w której rosły rośliny macierzyste, i ograniczenia możliwości ich transportu. Reprezentowane wśród nich były właściwie tylko gatunki, których owoce mogły być zjadane przez ptaki (*Sambucus nigra*, *Rubus* sp.), a nasiona wydalane z kałem w obrębie zbiornika. Biorąc pod uwagę

dużą liczbę drzew rosnących na samym brzegu zbiornika i dużą produkcję nasion o potencjalnie dość dużych możliwościach przemieszczania się z wiatrem, szczególnie trudno wyjaśnić wyjątkowo słabą reprezentację *Pinus sylvestris* w osadach zbiornika Glinianka Piekary, gdzie odnaleziono tylko fragment jednego nasiona.

8.5. Reprezentacja roślin siedlisk terestrycznych

Spośród gatunków terestrycznych w zespołach szczątków karpologicznych największą grupę stanowiły gatunki mające swoje stanowiska w misach badanych zbiorników tuż nad samą wodą lub w odległości kilku lub maksymalnie kilkunastu metrów od niej. Znacznie rzadziej odnajdywane były szczątki karpologiczne roślin rosnących w większej odległości (tabela 1—4). O ile diaspory gatunków mających swoje stanowiska na niewielkich fragmentach brzegów w obrębie misy zbiorników mogły być w dużej części zmywane do wody przez deszcz, o tyle w przypadku diaspor gatunków rosnących dalej, do 50 m od misy i do 100 m od niej, głównymi wektorami transportu były wiatr i zwierzęta. Odległość roślin macierzystych od zbiornika znalazła także odzwierciedlenie w reprezentacji poszczególnych gatunków w zespołach makroszczątków.

Rośliny rosnące poza misą zbiornika reprezentowane były na ogół przez pojedyncze diaspory lub kilka diaspor (tabela 1—4). Gatunki mające swoje stanowiska dalej niż 50 m od misy to rośliny, których diaspory mogą być rozsiewane przez zwierzęta. Dopiero w grupie mającej swoje stanowiska bliżej niż 50 m od zbiornika znalazły się gatunki, dla których głównym wektorem transportu diaspor jest wiatr. Niebagatelny wpływ na reprezentację gatunków rosnących poza misą miała zapewne także wielkość zbiornika i obecność lub brak szerokiego pasa szuwarów. Dowodzi tego obecność dość licznej reprezentacji *Taraxacum officinale* w zbiorniku Glinianka Piekary (11 szt.), podczas gdy mimo obecności roślin macierzystych brak go w zbiorniku Z II, a w Z I jest reprezentowany tylko przez 3 nasiona. Potwierdzeniem tego wpływu może być także nadreprezentacja szczątków karpologicznych rodzaju *Cirsium* sp. w zbiorniku Glinianka Piekary, gdy tymczasem w małych zbiornikach Z I, Z II i Z III ich liczebność była bardziej proporcjonalna do współczesnej liczebności roślin tego rodzaju. Dość dobrze reprezentowany w zespołach szczątków karpologicznych większego zbiornika Glinianka Piekary był także obecny w jego misie *Hieracium pilosella*.

Analiza reprezentacji anemochorycznych diaspor pokazała także, że duża powierzchnia otwartego lustra wody stanowi swego rodzaju pułapkę, wychytującą więcej przenoszonych przez wiatr nasion i owoców. Te z reguły produkowane są w bardzo dużych ilościach, co może powodować, że wiatrosiewne gatunki roślin o diasporach zdolnych do dłuższego transportu w dużych zbiornikach mogą być nadreprezentowane.

Spośród gatunków mających swoje stanowiska poza misą zbiorników na uwagę zasługuje liczna w małych zbiornikach reprezentacja szczątków karpologicznych rodzaju *Silene* sp. Dzięki temu, że jego nasiona w dużej części dostarczane były zapewne do zbiorników wraz z odchodami drobnych ptaków rodzaj ten był dobrze reprezentowany, niezależnie od tego, czy rośliny macierzyste rosły w misie zbiornika, czy też poza nią. Ilustruje to przykład zbiornika Z I, w przypadku którego najbliższe rośliny rosły w odległości ok. 30 m od tafli wody, a reprezentacja diaspor była liczniejsza niż w zbiornikach Z II i Z III, gdzie rośliny macierzyste były obecne w obrębie misy.

Najliczniej reprezentowanym gatunkiem wśród roślin terestrycznych była *Solidago canadensis*. Bardzo liczna reprezentacja tego gatunku w zbiorniku Z I dobrze oddawała jego dominację w tej grupie roślin, ponieważ był to zdecydowanie najliczniejszy z gatunków rosnących w promieniu 100 m od misy zbiornika. *S. canadensis* dobrze reprezentowana była także w Gliniance Piekary, gdzie część jej niezbyt dużej populacji rosła nad wodą, a część oddzielona była od zbiornika tylko wąskim pasem szuwaru. Jednak już w zbiornikach Z II i Z III, mimo że *S. canadensis* również dominowała na całym objętym spisem roślinności obszarze, była ona zbyt słabo reprezentowana. W tym wypadku przyczyną słabej w stosunku do współczesnego pokrycia reprezentacji tego gatunku w zespołach makroszczątków był prawdopodobnie dobrze rozwinięty szeroki pas szuwaru, który w przeciwieństwie do zbiornika Z I oddzielał rośliny macierzyste od tafli wody i zatrzymywał nasiona.

Podobnie jak turzycę wchodzącą w skład szuwarów, we wszystkich małych zbiornikach dobrze reprezentowana była związana z siedliskami terestrycznymi *Carex hirta*. Tylko w większym zbiorniku Glinianka Piekary jej reprezentację należałoby uznać za niewystarczającą w stosunku do współczesnego pokrycia. Wynikać to jednak mogło z rozproszenia diaspor i relatywnie rzadszego opróbowania zbiornika. We wszystkich zbiornikach nielicznie, ale dość dobrze reprezentowanym gatunkiem w stosunku do liczby występujących współcześnie w ich misach osobników był *Achillea millefolium*. Ponieważ jednak nasiona tego gatunku są chętnie zjadane przez ptaki, należy założyć, że diaspyry deponowane w misie zbiornika reprezentują nie tylko rośliny rosnące w bezpośrednim sąsiedztwie zbiornika, ale mogą także pochodzić ze znacznie dalej położonych stanowisk. Dobrze reprezentowanym gatunkiem we wszystkich badanych zbiornikach był również *Rumex crispus*. Liczebność szczątków karpologicznych dobrze odzwierciedlała jego udział w budowaniu współczesnej roślinności mis zbiorników. Stanowiska tego gatunku znajdują się w badanych zbiornikach najczęściej nad samą wodą. Dlatego, mimo że może on być rozsiewany również przez ptaki, należy przyjąć, że odnalezione w osadach szczątki pochodzą od roślin rosnących w najbliższym otoczeniu. W małych zbiornikach Z I, Z II i Z III dobrze reprezentowana była także *Stellaria media*. Najwięcej jej szczątków odnaleziono w zbiornikach Z I i Z II. W sąsiedztwie tych zbiorników była ona współcześnie najliczniejsza w dogodnych siedliskach położonych w pobliżu brzegu. Biorąc pod uwagę lokalizację stanowisk roślin macierzystych, mimo

że diaspory tego gatunku mogą być rozprzestrzeniane przez zwierzęta, należy przyjąć, że szczątki karpologiczne zdeponowane w osadach reprezentowały przede wszystkim rośliny rosnące w bezpośrednim sąsiedztwie zbiornika. *Sonchus arvensis* i *S. oleraceus* reprezentowane były w osadach zwykle zaledwie przez kilka (maks. 6 w zbiorniku Z II) diaspor. Jednak zestawiając ten wynik z niewielką liczbą współcześnie występujących w sąsiedztwie zbiorników okazów, których w misie zbiornika Z I było zaledwie kilka, nawet małą liczbę ich diaspor odnalezionych w próbach wszystkich zbiorników należy uznać za dobrą reprezentację.

W sąsiedztwie niektórych zbiorników, jak Z I czy Z III, dobrze reprezentowanymi gatunkami były *Plantago major* i *P. lanceolata*. Ich populacje były tu niewielkie i liczyły w przypadku *P. major* od kilkunastu osobników w okolicy zbiornika Z II do ok. 50 w okolicy zbiornika Z I. Jeśli chodzi o *P. lanceolata*, to odnaleziono zaledwie po kilka osobników w rejonie każdego zbiornika. Gatunki te, poza misą zbiornika Z II, rosły tylko w niewielkich płatach zbiorowisk murawowych, w odległości od 1 m do 5 m od tafla wody. Zarówno w przypadku *Plantago major*, jak i *P. lanceolata* ich nasiona mogły być łatwo splekiwane do zbiornika po lekko nachylonym terenie. Należy zatem uznać, że odnajdywane w osadach szczątki karpologiczne obu gatunków reprezentują rośliny rosnące współcześnie w misach zbiorników. Inaczej było w przypadku zbiornika Z II, gdzie *P. major* była wyraźnie nadreprezentowana, a pojedyncze osobniki *P. lanceolata* rosnące w zbiorowiskach murawowych zatoczki zlokalizowanej w południowej części zbiornika reprezentowało tylko jedno nasiono. Nadreprezentowana *P. major* rosła w tym zbiorniku nie tylko w jednym miejscu w obrębie muraw, ale pojedyncze jej osobniki pojawiały się niemal na granicy lustra wody, w podsychających okresowo zatoczkach w północnej części misy zbiornika. Z tego względu jej nasiona łatwo mogły dostawać się bezpośrednio do zbiornika lub być do niego zmywane. Obecność nieco większej i bardziej niż w zbiornikach Z I i Z III rozproszonej wokół brzegu populacji mogłaby do pewnego stopnia tłumaczyć większą liczbę nasion w osadach zbiornika Z II. Jednak rozkład szczątków karpologicznych w próbach sugeruje, że przynajmniej część nasion mogła pochodzić spoza misy zbiornika i dostać się do niej wraz z odchodami ptaków. Zbyt słabą reprezentację *P. major* i *P. lanceolata* w zbiorniku Glinianka Piekary w stosunku do licznej współczesnej populacji tych gatunków można tłumaczyć rozproszeniem diaspor w dość dużym zbiorniku.

Do licznie odnajdywanych szczątków karpologicznych we wszystkich zbiornikach należały diaspory *Ranunculus* sp. Reprezentowały one w badanych zbiornikach przede wszystkim częściej spotykanego *Ranunculus repens* i być może w mniejszym stopniu rzadziej występującego *R. acris*. O ile rodzaj *Plantago* lepiej reprezentowany był w małych zbiornikach, o tyle liczebność szczątków *Ranunculus* sp. lepiej odzwierciedlała współczesne pokrycie w większym zbiorniku Glinianka Piekary, gdzie stosunkowo masywne i dość odporne na rozkład szczątki mogły ulegać większemu rozproszeniu. W małych zbiornikach Z I, Z II i Z III gatunki te były nadreprezentowane. Ponieważ

R. repens rósł w pobliżu brzegu, powodem dużej liczebności jego szczątków w osadach mogła być duża dostawa do zbiornika nasion splukiwanych wraz z deszczem. Potwierdzeniem tego może być nagromadzenie szczątków karpologicznych w próbach pobieranych w sąsiedztwie stanowisk roślin macierzystych.

W zbiorniku Glinianka Piekary zaskakuje liczna reprezentacja gatunków z rodzaju *Melilotus* sp. i *Trifolium* sp. Na uwagę zasługuje także reprezentacja *Melilotus* sp. w zbiorniku Z I. Gatunki zarówno z rodzaju *Melilotus*, jak i *Trifolium* w zbiornikach tych rosły bliżej zwierciadła wody niż w zbiornikach, w których nie były reprezentowane. Ich dobrą reprezentację w zbiorniku Glinianka Piekary zawdzięczać należy raczej liczny kaczkom, w tym głównie *Anas platyrhynchos*, które mogły żerować na roślinach macierzystych. W zbiorniku Z I natomiast stanowiska *Melilotus albus* znajdowały się na tyle blisko tafli wody, że nasiona mogły być nawet splukiwane do zbiornika wraz z deszczem.

Pośród gatunków, których diaspory mogły dostać się do zbiorników raczej tylko za pośrednictwem zwierząt, na uwagę zasługuje liczna reprezentacja *Daucus carota*. Szczątki karpologiczne tego gatunku obecne były aż w trzech zbiornikach, przy czym w jednym z nich (w zbiorniku Z II) odnaleziono tylko 1 nasiono. *D. carota* najliczniej reprezentowana była w zbiorniku Z I i tam też w pobliżu lustra wody odnotowano najliczniejszą jej populację. Mniej diaspor tego gatunku odnaleziono w zbiorniku Glinianka Piekary, co dobrze koresponowało z jego mniejszą liczebnością w misie zbiornika. Pojedyncze nasiono w zbiorniku Z II reprezentowało natomiast kilka okazów rosnących kilkanaście metrów do lustra wody.

We wszystkich badanych zbiornikach dość licznie, choć słabo reprezentowane w zespołach makroszczątków były trawy *Poaceae*. Najwięcej ich delikatnych, nieodpornych na rozkład ziarniaków odnaleziono w zbiornikach Glinianka Piekary i Z I, w których zbiorowiska murawowe zajmowały największe powierzchnie. Pozostałe, występujące w misach nieraz dość licznie, głównie epizoochoryczne gatunki, jak *Galium* sp. i *Geum* sp., reprezentowane były tylko przez pojedyncze nasiona.

9. Podsumowanie i wnioski

Przeprowadzone badania wykazały dużą użyteczność antropogenicznych zbiorników wodnych w nieckach osiadania i wyrobiskach po eksploatacji gliny jako obiektów do prowadzenia badań zależności między współczesną roślinnością a formującymi się tafocenozami karpologicznych szczątków roślin. Okazało się, że zbiorniki te mogą stanowić modelowe obiekty do obserwacji procesów formowania się tafocenoz w zbiornikach będących zarówno w terminalnych stadiach rozwoju, jak i znajdujących się na wcześniejszych etapach ewolucji.

Wykazano, że zarówno w małych, mocno wypłyconych zbiornikach, jak i w obiektach większych, głębokich kluczowymi czynnikami decydującymi o rozmieszczeniu szczątków karpologicznych poszczególnych gatunków w obrębie misy są: zdolność diaspor do utrzymywania się na powierzchni wody, sposób rozsiewania, wielkość diaspor, ich kształt i budowa, a w szczególności obecność różnego typu „wyrostków” w postaci kolców lub haczyków, rozmieszczenie roślinności szuwarowej i wodnej oraz stopień porośnięcia dna, ukształtowanie misy zbiornika, obecność zwierząt, głównie ptaków i ryb, oraz właściwości ekosystemu, które mogą wpływać na powstawanie zjawisk sprzyjających transportowi lub redepozycji szczątków, w tym mogących przyczyniać się do koncentracji szczątków mat glonowych.

Wyniki wykazały generalną tendencję do koncentracji makroszczątków karpologicznych w strefie kontaktu z pasem szuwarów. We wszystkich zbiornikach próby pobierane w strefie brzegowej charakteryzowały się większą frekwencją szczątków oraz większym zróżnicowaniem gatunkowym niż próby pochodzące z centralnych części misy.

Analiza rozmieszczenia szczątków karpologicznych poszczególnych grup ekologicznych w obrębie mis zbiorników wykazała, że w przypadku roślin szuwarowych i związanych z pasem szuwarów większość diaspor (od 53,1% do 59,5%) deponowana była w próbach brzegowych. Podobnie było w przypadku drzew i krzewów, wśród których w trzech badanych zbiornikach odsetek znajdujących się w próbach strefy brzegowej szczątków karpologicznych wynosił od 60% do 71%. Tylko w jednym zbiorniku większość diaspor zde-

ponowana została w centralnych partiach misy, co wiązać należy z ich przechwytywaniem przez płaty roślinności, której pędy sięgały powierzchni wody. W przypadku roślin wodnych rozkład szczątków karpologicznych w próbach był inny niż dla roślin szuwarowych. W trzech badanych zbiornikach większość ich diaspor (od 56,4% do 83,7%) odnaleziona została w próbach centralnej części misy. Tylko w jednym zbiorniku większość (64,7%) diaspor gatunków wodnych pochodziła z prób brzegowych. Przyczyną była tu koncentracja płatów licznie reprezentowanego w zespołach makroszczątków *Batrachium circinatum* w zatoczkach, w których pobierano próby. Rozkład szczątków karpologicznych roślin terestrycznych w misach zbiorników był zróżnicowany i zależał głównie od zdolności diaspor do unoszenia się na powierzchni wody i od sposobu ich transportu do misy. Utrzymujące się na wodzie diasporę gatunków wiatrosiewnych deponowane były na ogół przy brzegu, natomiast diasporę gatunków zoochorycznych przypadkowo — w pobliżu miejsc, do których zostały dostarczone przez ptaki.

We wszystkich zbiornikach największą liczebnością charakteryzowały się zespoły makroszczątków pochodzące z zatoczek położonych wśród szuwarów i pływacz, często porośniętych płatami *Eleocharis palustris*. Miejsca te stanowiły pułapkę dla pływających diaspor. W płytkich partiach mis duża liczebność cechowała również zespoły makroszczątków z prób zlokalizowanych w niewielkich zagłębieniach dna i w bezpośrednim sąsiedztwie zwartych płatów zanurzonej roślinności, która stanowiła barierę dla przemieszczania się diaspor po dnie na skutek mikroprądów wywoływanych żerowaniem ptaków lub ryb.

Koncentrację szczątków karpologicznych niektórych gatunków może spowodować dostawanie się do zbiornika całych „pakietów” nasion lub owoców tworzących się na skutek zamoczenia (*Typha* sp.), zlepiania pajęczyną (*Epilobium* sp., *Sparganium erectum*), szczepienia owoców (*Eleocharis palustris*) lub po-grzebania całych owocostanów.

Najistotniejsze dla rozmieszczenia szczątków karpologicznych w obrębie mis zbiorników okazały się różnice w wielkości, głębokości, ukształtowaniu dna i brzegów, a przede wszystkim różnice w stopniu porośnięcia roślinnością. Strome brzegi większego i głębokiego zbiornika sprawiały, że szczególnie małe, lekkie i dość szybko tonące diasporę *Mentha* sp., *Juncus* sp. i *Stellaria uliginosa* przemieszczane były po dnie nawet od 10 m do 30 m dalej niż w płytkich zbiornikach o łagodnych brzegach.

W niewielkich płytkich zbiornikach wodnych będących w terminalnych stadiach rozwoju wpływ roślinności na dyspersję pływających diaspor jest szczególnie istotny, ponieważ silny rozwój roślinności jest dla nich charakterystyczny. Szuwary, wynurzone pędy roślin wodnych oraz liście nymfheidów przechwytyują dryfujące nasiona i owoce, ograniczają ich migrację i są przyczyną koncentracji diaspor na obrzeżach oraz w obrębie zwartych płatów roślinności również w centralnych partiach misy. Powoduje to ich bardziej równomierny rozkład. Z punktu widzenia badań paleolimnologicznych niedostateczne opróbowanie misy podobnych zbiorników może zmniejszyć prawdopodobieństwo wykrycia

gatunków, których zasięg w ich obrębie jest ograniczony. Jednocześnie jednak z powodu ograniczenia migracji diaspor zespoły makroszczątków mogą tu lepiej odzwierciedlać położenie płatów roślinności macierzystej.

Możliwość rozpraszania diaspor na większym obszarze, charakterystyczna dla gatunków, których nasiona i owoce unoszone są przez wodę, wiatr lub ptaki, sprawia, że są one łatwiejsze do uchwycenia przy słabszym opróbowaniu osadów. W małych, zarośniętych zbiornikach szczególnie uprzywilejowane są gatunki charakteryzujące się anemochorycznym sposobem rozsiewania, które były w nich wykrywane często w ponad 50% analizowanych prób.

Znaczny, porównywalny do stwierdzanego w próbach brzegowych, udział diaspor mających przystosowania do długiego utrzymywania się na powierzchni wody, w tym owoców *Carex*, owoców i łusek owocowych *Betula* czy nasion *Alisma plantago-aquatica*, notowany w próbach osadów pochodzących z centralnych partii misy zbiornika może potwierdzać tezę o niewielkiej głębokości zbiornika.

Analiza rozmieszczenia szczątków karpologicznych gatunków szuwarowych i wodnych w stropowych warstwach osadów badanych zbiorników wykazała, że diaspor takich roślin, jak: *Ceratophyllum submersum*, *Najas marina*, *Zannichellia palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Bidens tripartita*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus sylvaticus* czy *Scutellaria galericulata*, były skoncentrowane na mniejszym obszarze i najlepiej wskazywały lokalizację stanowisk roślinności macierzystej. Natomiast owoce i nasiona np. gatunków: *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *Eleocharis palustris*, *Mentha aquatica* i *Schoenoplectus tabernaemontani*, ulegały na ogół większej dyspersji i odnajdywane były w większej odległości od roślin macierzystych. W ich przypadku lepiej niż pojedyncze nasiona lub owoce lokalizację płatów macierzystej roślinności wskazywała istotna statystycznie koncentracja szczątków karpologicznych. Natomiast miejsca współczesnego występowania glonów *Chara* sp. dobrze wskazywała tylko znacznie podwyższona koncentracja oospor, wynosząca w analizowanych zbiornikach ponad 100 oospor/100 cm³ osadu.

Reprezentacja poszczególnych gatunków w zespołach makroszczątków zależy przede wszystkim: od liczebności roślin macierzystych, liczby produkowanych przez nie diaspor, trwałości diaspor oraz sposobu rozsiewania. Badania potwierdziły, że liczba diaspor odnajdywanych w osadach nie oddaje dokładnie stosunków ilościowych wśród macierzystej roślinności, jednak generalnie dobrze odzwierciedla skład gatunkowy macierzystych fitocenoz.

Średnia frekwencja szczątków karpologicznych w próbach pochodzących z małych, płytkich zbiorników była wyższa niż w zbiorniku większym i głębszym. Poziom reprezentacji w zespołach makroszczątków był natomiast zróżnicowany zarówno w odniesieniu do poszczególnych grup ekologicznych roślin, jak i ogółu roślin współcześnie występujących w poszczególnych zbiornikach i ich sąsiedztwie. Dla ogółu flory występującej w promieniu 100 m od zbiornika pozioma reprezentacja wynosił maksymalnie 43,5%. Uzyskane wyniki wykazały

także brak bezpośredniego związku między wielkością i głębokością zbiornika a poziomem reprezentacji roślinności w zespołach makroszczątków.

Generalnie najlepiej reprezentowanymi grupami roślinności były w zależności od zbiornika rośliny związane z pasem szuwarów (maks. 78,8%) lub rośliny wodne (maks. 76,9%). Najslabiej reprezentowane były drzewa i krzewy (maks. 28,6%) oraz rośliny siedlisk terestrycznych (maks. 28,9%). Reprezentacja roślin związanych z siedliskami terestrycznymi była zależna od odległości, w jakiej rosła roślinność macierzysta, i obecności pasa szuwarów, który działa jak filtr przechwytyjący nasiona, mogące dostawać się do zbiornika wraz ze sływem powierzchniowym. Wśród roślin terestrycznych najlepiej reprezentowana była grupa gatunków rosnących w obrębie misy zbiornika. Natomiast grupa gatunków mających stanowiska poza misą reprezentowana była bardzo słabo, wyłącznie przez diaspory gatunków anemochorycznych i zoochorycznych. Mimo dość słabej reprezentacji roślin terestrycznych, szczególnie gatunków mających swoje stanowiska poza misą zbiornika, należy uznać, że obecność ich diaspor była dobrym indykatorem obecności siedlisk terestrycznych, w tym także ruderalnych w promieniu 100 m od misy bezdopływowych zbiorników.

W każdym z analizowanych zbiorników pojedyncza próba z najbardziej zróżnicowanym składem gatunkowym zespołów makroszczątków zlokalizowana była w pobliżu brzegu. Podobnie jak w ogólnej liczbie prób, także w pojedynczej próbie z maksymalną liczbą gatunków najlepiej reprezentowane były grupa roślin wodnych (maks. 50%) i związanych z pasem szuwarów (maks. 51,5%). Najslabiej reprezentowane były drzewa i krzewy (maks. 21,4%) oraz rośliny terestryczne (maks. 11,3%). W przypadku wszystkich grup roślin w badanych zbiornikach odsetek reprezentowanych w pojedynczej próbie gatunków był znacznie niższy niż dla ogółu prób. Niniejsze badania pokazują także, że w małych zbiornikach zwielenokrotnienie liczby rdzeni może skutkować wykryciem nawet o 20% większej liczby gatunków.

Najlepiej rolę w budowaniu współczesnych fitocenoz odzwierciedlał udział w zespołach makroszczątków diaspor takich gatunków, jak: *Bulboschoenus maritimus*, *Carex* sp., *Lysimachia vulgaris*, *Najas marina*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium erectum*, *Rumex crispus* i *Zannichellia palustris*. Z zastrzeżeniem jednak, że skład gatunkowy szczątków karpologicznych *Carex* sp. w zespołach makroszczątków pochodzących spoza strefy porośniętej szuwarem jest odzwierciedleniem udziału poszczególnych gatunków w budowie tylko wewnętrznego, kontaktującego się z lustrem wody pasa szuwaru. Dość dobrze z reprezentacją we współczesnych fitocenozach korespondowała liczebność szczątków karpologicznych: *Bidens tripartita*, *Glyceria maxima*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Rorippa palustris*, *Rumex hydro-lapathum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Scutellaria galericulata*, *Stellaria media*, *Persicaria amphibia*, *Rumex hydro-lapathum*, *Sonchus* sp., i gatunków z rodzaju *Potamogeton*. Słabo reprezentowane były: *Ceratophyllum submersum*, *Eupatorium cannabinum*, *Epilobium* sp., *Lemna* sp., *Salix* sp. i *Populus* sp. Natomiast takie gatunki, jak: *Alisma plantago-aquatica*, *Batrachium* sp.,

Betula sp., *Chara* sp., *Chenopodium rubrum*, *Eleocharis palustris*, *Juncus* sp., *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus*, *Ranunculus* sp. i *Stellaria uliginosa*, w małych zbiornikach były zwykle nadreprezentowane, podczas gdy w większym i głębszym zbiorniku liczebność ich diaspor lepiej odzwierciedlała ich udział we współczesnych fitocenozach. W przypadku wiatrosiewnych gatunków z rodzaju *Cirsium* duża powierzchnia otwartego lustra wody stanowiła pułapkę wychwytną więcej przenoszonych przez wiatr diaspor, co powodowało, że w dużym zbiorniku były one nadreprezentowane.

Badania dowiodły, że wyjaśnienie roli *Typha* sp. w tworzeniu dawnych fitocenoz wymaga przeprowadzenia analiz palinologicznych i szczątków wegetatywnych, a w przypadku *Phragmites australis* i gatunków z rodzaju *Ceratophyllum* — analizy szczątków wegetatywnych.

Wyniki pracy potwierdziły, że szczątki karpologiczne roślin stanowią bardzo ważne źródło informacji paleolimnologicznych. Generalnie dobrze odzwierciedlają lokalną wegetację i w niektórych przypadkach mogą służyć do określania dominujących w przeszłości taksonów. Jednocześnie jednak wskazują, że z uwagi na wpływ bardzo wielu różnych dla poszczególnych gatunków czynników, oddziałujących z jednej strony na produkcję diaspor, a z drugiej na ich transport i fosylizację, niejednokrotnie nawet analiza wielu prób może nie pozwalać na precyzyjne określenie składu gatunkowego macierzystych fitocenoz i dawać ograniczone możliwości oceny stosunków ilościowych. Dlatego w celu uzyskania możliwie pełnego obrazu przeszłych fitocenoz analizy szczątków karpologicznych powinny być uzupełniane analizami palinologicznymi i oznaczaniem zachowanych szczątków wegetatywnych.

Literatura

- AABY B., DIGERFELDT G., 1986. Sampling techniques for lakes and bogs. In: Handbook of Holocen Paleocology and Paleohydrology. Ed. B.E. BERGLUND. John Wiley & Sons, Chichester, s. 181—194.
- AALTO M., 1970. Potamogetonaceae fruits. 1. Recent and subfossil endocarps of the Fennoscandian species. Acta Botanica Fennica 88: 1—85.
- AGAMI M., AISEL W., 1986. The role of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*) in distribution and germination of seeds of the submerged hydrophyte *Najas marina*. Oecologia 68: 473—475.
- AGAMI M., BEER S., WAISEL Y., 1980. Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. Aquatic botany 9: 285—289.
- AGAMI M., BEER S., WAISEL Y., 1984. Seasonal variations in the growth capacity of *Najas marina* L. as a function of various water depth at the Yarkon Springs, Israel. Aquatic botany 19: 45—51.
- AGAMI M., WAISEL Y., 1984. Germination of *Najas marina* L. Aquatic botany 19: 37—44.
- AGAMI M., WAISEL Y., 1985. Inter-relationship between *Najas marina* L. and three other species of aquatic macrophytes. Hydrobiologia 126: 169—173.
- AGAMI M., WAISEL Y., 1988. The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. & *Ruppia maritima* L. Oecologia 76: 83—88.
- AGNEW A.D.Q., 1961. The ecology of *Juncus effusus* L. in North Wales. Journal of Ecology, 41: 83—102.
- AIKEN S.G., NEWROTH P.R., WILE I., 1979. The biology of Canadian weeds. 34. *Myriophyllum spicatum* L. Canadian Journal of Plant Science 59: 201—215.
- ANDERSSON E., NILSSON C., JOHANSSON M.E., 2000. Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. Journal of Biogeography 27: 1095—1106.
- ARONNE C., WILCOCK C.C., 1994. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. New Phytologist 127: 781—788.
- ASKER S.E., JERLLING L., 1992. Apomixis in plants. CRC Press, Florida USA, 303 s.
- BARBOUR M.G., BURK J.H., PITTS W.D., 1987. Terrestrial Plant Ecology. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- BARKO J.W., JAMES W.F., 1998. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient-dynamics, sedimentation, and resuspension. In: The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Eds. E. JEPPESEN, Ma. SØNDERGAARD, Mo. SØNDERGAARD, K. CHRISTOFFERSEN. Ecological Studies. Series 131. Springer-Verlag, New York, s. 197—214.

- BARRAT-SEGRETAIN M.H., 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123: 13—37.
- BASSETT I.J., CROMPTON C.W., 1978. The biology of Canadian weeds. 32. *Chenopodium album* L. *Canadian Journal of Plant Science* 58: 1061—1072.
- BERGGREN G., 1969. Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species. Part 2. Cyperaceae. Swedish Natural Science Research Council, Stockholm.
- BIRKS H.H., 1973. Modern macrofossil assemblages in lake sediments in Minnesota. In: *Quaternary Plant Ecology*. Eds. H.J.B. BIRKS, R.G. WEST. Blackwell Scientific Publications, Oxford, s. 173—189.
- BIRKS H.H., 1980. Plant macrofossils in Quaternary lake sediments. *Archiv für Hydrobiologie* 15: 1—60.
- BIRKS H.H., 2000. Aquatic macrophyte vegetation development in Kråkenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early Holocene. *Journal of Paleolimnology* 23: 7—19.
- BIRKS H.H., 2001. Plant macrofossils. In: *Tracking Environmental Change using Lake Sediments*. Eds. J.P. SMOL, H.J.B. BIRKS, W.M. LAST. Vol. 3: Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators. Kluwer, Dordrecht, s. 49—74.
- BIRKS H.H., 2003. The importance of plant macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. *Quaternary Science Reviews* 22: 453—473.
- BIRKS H.H., 2007. Plant macrofossil introduction. In: *Encyclopedia of Quaternary Science*. Vol. 3. Ed. S.A. ELIAS. Elsevier, Amsterdam, s. 2266—2288.
- BIRKS H.H., BIRKS H.J.B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography* 27: 31—35.
- BIRKS H.H., WHITESIDE M.C., STARK D., BRIGHT R.C., 1976. Recent paleolimnology of three lakes in northwestern Minnesota. *Quaternary Research* 6: 249—272.
- BIRKS H.J.B., 1995. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions. In: *Statistical Modelling of Quaternary Science Data*. Quaternary Research Association Technical Guide 5. Eds. D. MADDY, J.S. BREW. Quaternary Research Association, Cambridge, s. 161—254.
- BIRKS H.J.B., BIRKS H.H., 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Blackburn Press, Caldwell New Jersey, 289 s.
- BIRKS H.J.B., DEACON J., 1973. Numerical analysis of past and present flora of the British Isles. *New Phytologist* 72: 877—902.
- BOEDELTE G., BAKKER J.P., BEKKER R.M., VAN GROENENDAEL J.M., SOESBERGEN M., 2003. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology* 91: 855—866.
- BOEDELTE G., BAKKER J.P., TEN BRINKE A., VAN GROENENDAEL J.M., SOESBERGEN M., 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786—796.
- BONIS A., GRILLAS P., 2002. Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks: a review. *Aquatic botany* 72: 235—248.
- BONIS A., LEPART J., 1994. Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. *Vegetatio* 112: 127—139.
- BOUMAN F., BOESEWINKEL D., BREGMAN R., DEVENTE N., OOSTERMEIJER G., 2000. *Verspreiding van zaden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- BROCHETA A.L., GUILLEMAIN M., FRITZ H., GAUTHIER-CLERC M., GREEN A.J., 2010. Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology* 55: 1262—1273.
- BRYLIŃSKA M., red., 1986. *Ryby słodkowodne Polski*. PWN, Warszawa, 520 s.

- BURNHAM R.J., WING S.L., PARKER G.G., 1992. The reflection of deciduous forest communities in leaf litter: implication for autochthonous litter assemblages from the fossil record. *Paleobiology* 18: 30—49.
- BURROWS C.J., 1980. Long-distance dispersal of plant macrofossils. *New Zealand Journal of Botany* 18: 321—322.
- CAPPERS R.T.J., BEKKER R.M., JANS J.E.A., 2006. *Digitale zadenatlas van Nederland* (Digital seed atlas of the Netherlands). Barkhuis Publishing & Groningen University Library, Groningen.
- CASPER S.J., KRAUSCH H.D., 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. 1. Teil: Lycopodiaceae bis Orchidaceae. Gustav Fischer Verlag, Jena, 403 s.
- CASPER S.J., KRAUSCH H.D., 1981. Pteridophyta und Anthophyta. 2. Teil: Sausureaceae bis Asteraceae. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa. Eds. H. Ettl, J. Gerlof, H. Heyning. Bd. 24. Gustav Fischer Verlag, Jena, s. 703—711.
- CLARKE G.H., SAYER C.D., TURNER S., SALGADO J., MEIS S., PATMORE I.R., ZHAO Y., 2014. Representation of aquatic vegetation change by plant macrofossils in a small and shallow freshwater lake. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 265—276.
- CLAUSEN P., NOLET B.A., FOX A.D., KLAASSEN M., 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe — A critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191—203.
- COBLE T.A., VANCE B.D., 1987. Seed germination in *Myriophyllum spicatum* L. *Journal of Aquatic Plant Management* 25: 8—10.
- COLLINSON M.E., 1983. Accumulation of fruits and seeds in three small sedimentary environments in Southern England and their paleoecological implications. *Annals of Botany* 52: 583—592.
- COMBROUX I., BORNETTE G., WILLBY N.J., AMOROS C., 2001. Regenerative strategies of aquatic plants in disturbed habitats: the role of the propagule bank. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 215—235.
- COOPS H., VAN DER VELDE G., 1995. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshwater Biology* 34: 13—20.
- DANVIND M., NILSSON C., 1997. Seed floatation ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. *Journal of Vegetation Science* 8: 271—276.
- DAVIDSON T.A., SAYER C.D., BENNION H., DAVID C., ROSE N., WADE P.M., 2005. A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake. *Freshwater Biology* 50: 1671—1686.
- DAVIS F.W., 1985. Historical changes in submerged macrophyte communities of Upper Chesapeake Bay. *Ecology* 66: 981—993.
- DE VLAMING V., PROCTOR V.W., 1968. Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive killdeer and mallard ducks. *American Journal of Botany* 55: 20—26.
- DIEFFENBACHER-KRALL A.C., 2007. Surface samples, taphonomy, representation. In: *Encyclopedia of Quaternary Science*. Ed. S.A. Elias. Vol. 3. Elsevier, Amsterdam, s. 2367—2374.
- DIEFFENBACHER-KRALL A.C., HALTEMAN W.A., 2000. The relationship of modern plant remains to water depth in alkaline lakes in New England, USA. *Journal of Paleolimnology* 24: 213—229.
- DIEFFENBACHER-KRALL A.C., NURSE A.M., 2005. Late-glacial and Holocene record of lake levels of Mathews Pond and Whitehead Lake. Northern Maine, USA. *Journal of Paleolimnology* 34: 283—309.

- DIGERFELDT G., 1986. Studies on past lake-level fluctuations. In: Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Ed. B.E. BERGLUND. John Wiley, Chichester, s. 127—143.
- DUNWIDDIE P.W., 1987. Macrofossil and pollen representation of coniferous trees in modern sediments from Washington. *Ecology* 68: 1—11.
- ECKERT C.G., 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15: 501—520.
- ERVIN G.N., WETZEL R.G., 2001. Seed fall and field germination of *Juncus effusus*. *Aquatic Botany* 71: 233—237.
- FAJER M., WAGA J.M., RZETALA M., SZYMCZYK A., NITA M., MACHOWSKI R., RZETALA M.A., RUMAN M., 2012. The Late Vistulian and Holocene evolution of Jezioro Lake: a record of environmental change in southern Poland found in deposits and landforms. *Journal of Paleolimnology* 48: 651—667.
- FEURDEAN A., BENNIKE O., 2004. Late Quaternary palaeoecological and palaeoclimatological reconstruction in the Gutâiului Mountains, NW Romania. *Journal of Quaternary Science* 19: 809—827.
- FEURDEAN A., BENNIKE O., 2008. Plant macrofossils analysis from Steregoiu, NW Romania: taphonomy, representation, and comparison with pollen analysis. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Geologia* 53: 5—10.
- FIGUEROLA J., SANTAMARIA L., GREEN A.J., LUQUE I., ALVAREZ R., CHARALAMBIDOU I., 2005. Endozoochorous dispersal of aquatic plants: does seed gut passage affect plant performance? *American Journal of Botany* 92: 696—699.
- FISCHER S.F., POSCHLOD P., BEINLICH B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206—1222.
- FRISCH D., GREEN A.J., FIGUEROLA J., 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences* 69: 568—574.
- GÁŁKA M., TOBOLSKI K., ZAWISZA E., GOSLAR T., 2014. Postglacial history of vegetation, human activity and lake-level changes at Jezioro Linówek in northeast Poland, based on multi-proxy data. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 123—152.
- GASTALDO R.A., 1994. The genesis and sedimentation of phytoclasts with examples from coastal environments. In: *Sedimentation of Organic Particles*. Ed. A. TRAVERSE. Cambridge University Press, Cambridge, s. 103—127.
- GLASER P.H., 1981. Transport and deposition of leaves and seeds on tundra: A late-glacial analog. *Arctic and Alpine Research* 13: 173—182.
- GLÜCK H., 1924. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpf-gewächse. 4. Untergetauchte und Schwimmblattflora. Gustav Fischer Verlag, Jena, 746 s.
- GOODSON J.M., GURNELL A.M., ANGOLD P.G., MORRISSEY I.P., 2003. Evidence for hydrochory and the deposition of viable seeds within winter flow-deposited sediments: The River Dove, Derbyshire, UK. *River Research and Applications* 19: 317—334.
- GREATREX P.A., 1983. Interpretation of macrofossil assemblages from surface sampling of macroscopic plant remains in mire communities. *Journal of Ecology* 71: 773—791.
- GREEN A.J., FIGUEROLA J., SÁNCHEZ M.I., 2002. Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23: 177—189.
- GREEN A.J., FRISCH D., MICHOT T.C., ALLAIN L.K., BARROW W.C., 2013. Endozoochory of seeds and invertebrates by migratory waterbirds in Oklahoma, USA. *Limnetica* 32: 39—46.
- GREEN A.J., JENKINS K.M., BELL D., MORRIS P.J., KINGSFORD., 2008. The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plants in arid Australia. *Freshwater Biology* 53: 380—392.

- GRIFFITH A.B., FORSETH I.N., 2002. Primary and secondary seed dispersal of a rare, tidal wetland annual. *Aeschynomene virginica* 22: 696—704.
- GRIME J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, New York, 419 s.
- GRIME J.P., 1989. Seed banks in ecological perspective. Ecology of Soil Seed Banks. Eds. M.A. LECK, V.T. PARKER & R.L. SIMPSON. Academic Press, London, s. 15—22.
- GUPPY H.B., 1893. The River Thames as an agent in plant dispersal. *Journal of the Linnean Society* 29: 333—346.
- GUPPY H.B., 1906. Observations of a Naturalist in the Pacific between 1896 and 1899. Macmillan, London, 627 s.
- GURNELL A.M., BOITSIDIS A.J., THOMPSON K., CLIFFORD N.J., 2006. Seed bank, seed dispersal and vegetation cover: Colonization along a newly-created river channel. *Journal of Vegetation Science* 17: 665—674.
- GURNELL A., THOMPSON K., GOODSON J., MOGGRIDG H., 2008. Propagule deposition along river margins: Linking hydrology and ecology. *Journal of Ecology* 96: 553—565.
- HAAG R.W., 1983. Emergence of seedlings of aquatic macrophytes from lake sediments. *Canadian Journal of Botany* 61: 148—156.
- HALL R., WOLFE B., EDWARDS T., KARST-RIDDOCH T., VARDY S., MCGOWAN S., SJUMNE-SKOG C., PATERSON A., LAST W., ENGLISH M., SYLVESTRE F., LEAVITT P., WARNER B., BOOTS B., PALMINI R., CLOGG-WRIGHT K., SOKAL M., FALCONE M., VAN DRIEL P., ASADA T., 2004. A multi-century flood, climatic, and ecological history of the Peace-Athabasca Delta, northern Alberta, Canada. Final Report. Published by B.C. HYDRO, 163 s. + appendices.
- HAMBLIN-HART K., COX P.A., 1995. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sibthorp, Smith: abiotic seed dispersal mechanisms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 87—100.
- HANNON G.E., GAILLARD M.J., 1997. The plant macrofossil record of past lake-level changes. *Journal of Paleolimnology* 18: 15—28.
- HARPER D.M., ZALEWSKI M., JORGENSEN S.E., PACINI N., 2008. Ecohydrology: processes, models and case studies; an approach to the sustainable management of water resources, cabi, Wallingford, Oxfordshire, 383 s.
- HARTLEB C.F., MADSEN J.D., BOYLEN C.W., 1993. Environmental factors affecting seedgermination in *Myriophyllum spicatum* L. *Aquatic Botany* 45: 15—25.
- HAY F., PROBERT R., DAWSON M., 2008. Laboratory germination of seeds from 10 British species of Potamogeton. *Aquatic Botany* 88: 353—357.
- HILL R.S., GIBSON N., 1986. Distribution of plant macrofossils in Lake Dobson, Tasmania. *Journal of Ecology* 74: 373—384.
- HOLT MUELLER M., VAN DER VALK A.G., 2002. The potential role of ducks in wetland seed dispersal. *Wetlands* 22: 170—178.
- HOLYOAK D.T., 1984. Taphonomy of prospective plant macrofossils in a river catchment on Spitsbergen. *New Phytologist* 98: 405—423.
- HRYNOWIECKA A., SZYMZYK A., 2011. The comprehensive paleobotanical studies of lacustrine-peat bog sediments from the Mazovian/Holstenian Interglacial at the site of Nowiny Żukowskie (SE Poland) — preliminary study. *Bulletin of Geography, Physical Geography Series* 4: 21—46.
- HUTCHINSON G.E., 1975. A Treatise on Limnology. Vol. 3. Limnological Botany. John Wiley & Sons, New York, 672 s.
- ISARIN R.F.B., BOHNCKE S.J.P., 1999. Mean July Temperatures during the Younger Dryas in Northwestern and Central Europe as Inferred from Climate Indicator Plant Species. *Quaternary Research* 51: 158—173.

- JACKSON S.T., CHARLES D.F., 1987. Aquatic macrophytes in Adirondack (New York) lakes: pattern of species composition in relation to environment. *Canadian Journal of Botany* 66: 1449—1460.
- JARVIS J.C., MOORE K.A., 2008. Influence of environmental factors on *Vallisneria spiralis* seed germination. *Aquatic Botany* 88: 283—294.
- JOHANSSON M.A., NILSSON C., 1993. Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology* 81: 81—91.
- JOHANSSON M.E., NILSSON C., NILSSON E., 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science* 7: 593—598.
- KATZ N.Y., KATZ S.V., KIPIANI M.G., 1965. Atlas i opredelitel' plodov i semyan, vstrechayushchikhsya v chetvertichnykh otlozheniyakh SSSR (Atlas and Key to Fruits and Seeds Occurring in the Quaternary Deposits of the Soviet Union). Nauka, Moscow, 365 s.
- KAUTSKY L., 1990. Seed and tuber banks of aquatic macrophytes in the Askö area, northern Baltic proper. *Holarctic Ecology* 13: 143—148.
- KEDDY P.A., REZNICEK A.A., 1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. *American Journal of Botany* 69: 13—22.
- KŁOSOWSKI S., KŁOSOWSKI G., 2006. Rośliny wodne i bagienne (Aquatic and marsh plants). Seria: Flora Polski. MULTICO Oficyna Wydawnicza, Warszawa, 333 s.
- KOFF T., PUNNING J.M., SARMAJA-KORJONEN K., MARTMA T., 2005. Ecosystem response to early and late Holocene lake-level changes in Lake Juusa, southern Estonia. *Polish Journal of Ecology* 53: 553—570.
- KOFF T., VANDEL E., 2008. Spatial distribution of macrofossil assemblages in surface sediments of two small lakes in Estonia. *Estonian Journal of Ecology* 57: 5—20.
- KOLSTRUP E., 1979. Herbs as July temperature indicators for parts of the Pleniglacial and the Late-lacial in The Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 59: 337—380.
- KONIECZNA N., KOWALEWSKI G., 2009. Sukcesja jeziora Drążynek w świetle analizy osadów i szczątków makroskopowych. Sedimentary and macrofossil records of lake succession in Lake Drążynek. *Studia Limnologica et Telmatologica* 3: 61—70.
- KOWALEWSKI G., 2007. Analiza makroszczątkowa w badaniach paleolimnologicznych. *Studia Limnologica et Telmatologica* 1: 67—82.
- LAMENTOWICZ M., MILECKA K., 2004. *Lobelia dortmanna* L. seeds in lake sediments from the Tuchola Forest (Pomerania, northern Poland). *Acta Palaeobotanica* 44 (2) 281—285.
- LU J., WANG H., PAN M., XIA J., XING W., LIU G., 2012. Using sediment seed banks and historical vegetation change data to develop restoration criteria for a eutrophic lake in China. *Ecological Engineering* 39: 95—103.
- MAJ J., GAŁKA M., 2012. Wiek i historia rozwoju torfowiska w Pakosławicach (południowo-zachodnia Opolszczyzna) na podstawie badań paleobotanicznych. *Przegląd Geologiczny* 60: 110—116.
- MANNION A.M., 1986. Plant macrofossils and their significance in Quaternary paleoecology. 2. applications — preglacial, interglacial and interstadial deposits. *Progress in Physical Geography* 10: 364—382.
- MARSH L.C., 1962. Studies in the genus *Typha*. Ph.D. Thesis. Syracuse Univ. (Libr. Congr. Card No. Mic 63-3179) Univ. Microfilm, Ann Arbor, Mich, 126 s.
- MARTIN A.C., UHLER F.M., 1939. Food of game ducks in the United States and Canada. U.S. Dep. Agriculture Technical Bulletin, 634, 156 s.
- MATUSZKIEWICZ W., 2013. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 540 s.
- MCCARTHY J., 1971. Investigations into *Juncus* species in Ireland. M.Agr.Sc. thesis, Dublin, University College Dublin.

- MCCORRY M.J., RENOU F., 2003. Ecology and management of *Juncus effusus* (soft rush) on cutaway peatlands BOGFOR Research Programme Forest Ecosystem Research Group Report Number 69 Department of Environmental Resource Management. Dublin, University College Dublin Belfield.
- MERRITT D.M., NILSSON C., JANSSON R., 2010. Consequences of propagule dispersal and river fragmentation for riparian plant community diversity and turnover. *Ecological Monographs* 80: 609—626.
- MERRITT D.M., WOHL E.E., 2002. Processes governing hydrochory along rivers: Hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecological Applications* 12: 1071—1087.
- MERRITT D.M., WOHL E.E., 2006. Plant dispersal along rivers fragmented by dams. *River Research and Applications* 22: 1—26.
- MILECKA K., 2005. Historia jezior lobeliowych zachodniej części Borów Tucholskich na tle postglacjalnego rozwoju szaty leśnej. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań, s. 1—249.
- MOURONVAL J.B., GUILLEMAIN M., CANNY A., POIRIER F., 2007. Diet of non-breeding wildfowl *Anatidae* and Coot *Fulica atra* on the Perthois gravel pits, northeast France. *Wildfowl* 57: 68—97.
- MUELLER-BIENIEK A., 2010. Carrot (*Daucus carota* L.) in Medieval Kraków (S. Poland): acultivated form? *Journal of Archaeological Science* 37: 1725—1730.
- MÜLLER-SCHNEIDER P., 1983. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 3. Aufl. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 61: 1—226.
- NEFF K.P., BALDWIN A.H., 2005. Seed dispersal into wetlands: Techniques and results for arestored tidal freshwater marsh. *Wetlands* 25: 392—404.
- NILSSON C., ANDERSSON E., MERRITT D.M., JOHANSSON M.E., 2002. Differences in riparian flora between riverbanks and river lakeshores explained by dispersal traits. *Ecology* 83: 2878—2887.
- NILSSON C., BROWN R.L., JANSSON R., MERRITT D.M., 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and Wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837—858.
- NILSSON C., GARDFJELL M., GRELSSON G., 1991. Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. *Canadian Journal of Botany* 69: 2631—2633.
- NITA M., SZYMCHYK A., 2010. Vegetation changes in the Jezioro Lake on the background of the Holocene history of forests (Woźniki-Wieluń Upland). *Acta Palaeobotanica* 50, 2, 119—132.
- ODGAARD B., RASMUSSEN P., 2001. The occurrence of egg cocoons of the leech *Piscicolageometra* (L.) in recent sediments and their relationship with the remains of submerged macrophytes. *Archiv für Hydrobiologie* 52: 671—686.
- O'HARE M.T., STILLMAN R.A., MCDONNELL J., WOOD L.R., 2007. The Effects of mute swan-grazing on a keystone macrophyte. *Freshwater Biology* 52: 2299—2510.
- OZIMEK T., 2006. The possibility of submerged macrophyte recovery from propagule bank in the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland). *Hydrobiologia* 570: 127—131.
- PALMER M.A., BELL S.L., BUTTERFIELD I., 1992. A botanical classification of standing water in Britain: applications for conservation and monitoring. *Aquatic Conservation* 2: 125—143.
- PIETERSE A.H., MURPHY K.J., 1990. Aquatic Weeds. The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation. Oxford University Press, Oxford, 593 s.
- POLLUX B.J.A., SANTAMARÍA L., OUBORG N.J., 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater Biology* 50: 232—242.
- PRAEGER R.L., 1913. On the buoyancy of seeds of some Britannic plants. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 14: 13—62.

- PRESTHUS HEGGEN M., BIRKS H.H., HEIRI O., GRYTNES J.A., BIRKS H.J.B., 2012. Are fossil-lassemblages in a single sediment core from a small lake representative of total deposition of mite, chironomid, and plant macrofossil remains? *Journal of Paleolimnology* 48: 669—691.
- PRESTON C.D., 1995. *Pondweeds of Great Britain and Ireland*. Botanical Society of the British Isles, London, 352 s.
- PROCTOR V.W., 1959. Dispersal of fresh-water algae by migratory birds. *Science* 130: 623—624.
- PROCTOR V.W., 1962. Viability of *Chara oospores* taken from migratory waterbirds. *Ecology* 43: 528—529.
- PROCTOR V.W., 1968. Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science* 160: 321—322.
- PRUNSTER R.W., 1941. Germination conditions for *Typha muelleri* (Rohrbach) and its practical significance in irrigation channel maintenance. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research* 14: 129—137.
- RASMUSSEN P., ANDERSON N.J., 2005. Natural and anthropogenic forcing of aquatic macrophyte development in a shallow Danish lake during the last 7,000 years. *Journal of Biogeography* 32: 1993—2005.
- RIDLEY H.N., 1930. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. Reeve and Co., Ltd., Ashford, 744 s.
- ROONEY N., KALFF J., 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany* 68: 321—335.
- ROSENTHAL G., 2006. Restoration of wet grasslands — Effects of seed dispersal, persistence and abundance on plant species recruitment. *Basic and Applied Ecology* 7: 409—421.
- RUNGE J., 2006. *Metody badań w geografii społeczno-ekonomicznej — elementy metodologii, wybrane narzędzia badawcze (Methods of research in socio-economic geography — theelements of methodology, selection of research tools)*. Publisher University of Silesia, Katowice, s. 327—332.
- SANTAMARIA L., CHARALAMBIDOU I., FIGUEROLA J., GREEN A.J., 2002. Effect of passage through duck gut on germination of fennel pondweed seeds. *Archiv für Hydrobiologie* 156: 11—22.
- SAYER C.D., BURGESS A., KARI K., DAVIDSON T.A., PEGLAR S., YANG H., ROSE N., 2010. Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow eutrophic lake: implications for the stability of macrophyte-dominance. *Freshwater Biology* 55: 565—583.
- SAYER C.D., DAVIDSON T.A., JONES J.I., LANGDON P.G., 2010. Combining contemporary ecology and palaeolimnology to understand shallow lake ecosystem change. *Freshwater Biology* 55: 487—499.
- SAYER C.D., ROBERTS N., SADLER J., DAVID C., WADE P.M., 1999. Biodiversity changes in a shallow lake ecosystem: a multi-proxy palaeolimnological analysis. *Journal of Biogeography* 26: 97—114.
- SCHAEFFER M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall, London, 357 s.
- SCHAEFFER M., HOSPER S.H., MEIJER M.L., MOSS B., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275—279.
- SCHUBERT T., 2003. *Paleogeografia i paleoekologia Ostrowa Lednickiego*. Prace Zakładu Biogeografii i Paleoekologii UAM. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, s. 1—80.
- SCULTHORPE C.D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London, Edward Arnold.
- SHAMSI S.R.A., WHITEHEAD F.H., 1974. Comparative ecophysiology of *Epilobium hirsutum* L. and *Lythrum salicaria* L. 1. General biology, distribution and germination. *Journal of Ecology* 62: 279—290.

- SIMS H.J., CASSARA J.A., 2009. The taphonomic fidelity of seed size in fossil assemblages: A live-dead case study. *PALAIOS* 24: 387—393.
- SOOMERS H., WINKEL D.N., DU Y., WASSEN M.J., 2010. The dispersal and deposition of hydrochorous plant seeds in drainage ditches. *Freshwater Biology* 55: 2032—2046.
- SOONS M.B., OZINGA W.A., 2005. How important is long-distance seed dispersal for theregional survival of plant species? *Diversity and Distributions* 11: 165—172.
- SOONS M.B., VAN DER VLUGT C., VAN LITH B., HEIL G.W., KLAASSEN M., 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology* 96: 619—627.
- SØRENSEN T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter, Copenhagen* 5: 1—34.
- SPENCER W.E., WETZEL R.G., 1993. Acclimation of photosynthesis and dark respiration of a submersed angiosperm beneath ice in a temperate lake. *Plant Physiol* 101: 985—991.
- SPICER R.A., GREER A.G., 1986. Plant taphonomy in fluvial and lacustrine systems. In: *Land Plants: Notes for a Short Course*. Ed. T.W. BROADHEAD. University of Tennessee, Knoxville, s. 10—26.
- SPICER R.A., WOLFE J.A., 1987. Taphonomy of Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, Northern California. *Paleobiology* 13: 227—245.
- STARK D.M., 1971. A paleolimnological study of Elk Lake in Itasca State Park, Clearwater County, Minnesota. Dissertation. University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota USA.
- STEINHARDT T., SELIG U., 2007. Estuarine Spatial distribution patterns and relationship between recent vegetation and diaspore bank of a brackish coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 205—214.
- STILES E.W., 1992. Animals as Seed Dispersers. In: *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Ed. M. FENNER. C.A.B. International, Wallingford, UK, s. 87—104.
- SZCZEPANEK K., STACHOWICZ-RYBKA R., 2004. Late Glacial and Holocene vegetation history of the „Little Desert”, dune area south-eastern Silesian Upland, southern Poland. *Acta Palaeobotanica* 44: 217—237.
- SZYMCZYK A., 2010. Reprezentacja współczesnej roślinności wodnej w makroszczątkach stropowej części osadów niewielkiego płytkiego zbiornika. *Acta Geographica Silesiana* 8: 61—67.
- SZYMCZYK A., 2012. Relations between assemblages of carpological remains and modern vegetation in a shallow reservoir in southern Poland. *Journal of Paleolimnology* 48: 503—516.
- SZYMCZYK A., 2014. Maty glonowe jako ważny czynnik w formowaniu zespołów szczątków karpologicznych w płytkich zbiornikach wodnych (Badania wstępne). *Acta Geographica Silesiana* 17: 85—95.
- ŠERÁ B., ŠERÝ M., 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica* 39: 27—40.
- TELTSCHEROVÁ L., HEJNÝ S., 1973. The germination of some *Potamogeton* species from South-Bohemian Fishponds. *Folia Geobot. Phytotax* 8: 231—239.
- THIEBAUT G., DI NINO F., PELTRE M.C., WAGNER P., 2008. Management of aquatic exotic-plants: the case of *Elodea* species; *Taal*, s. 1058—1066.
- THOMASSON J.R., 1991. Sediment-borne „seeds” from Sand Creek, northwestern Kansas: Taphonomic significance and paleoecological and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85: 213—225.
- THOMPSON P., 2005. *Creative Propagation*. Timber Press Inc., Portland, 359 s.
- THORSEN M., DICKINSON K.J.M., SEDDON P.J., 2009. Seed dispersal systems in the New Zealand flora. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 285—309.

- TOBOLSKI K., 2000. Przewodnik do oznaczania torfów i osadów jeziornych (The Guide for the determination of Peat and Lake Sediments). Vademecum Geoboticum 2. PWN, Warszawa, 508 s.
- TOBOLSKI K., AMMANN B., 2000. Macrofossils as records of plant responses to rapid Late Glacial climatic changes at three sites in the Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159: 251—259.
- VÄLIRANTA M., 2006. Terrestrial plant macrofossil records; possible indicators of past lake-level fluctuations in north-eastern European Russia and Finnish Lapland? *Acta Palaeobotanica* 46: 235—243.
- VAN DEN BERG M.S., 1999. Charophyte colonization in shallow lakes: processes, ecological effects and implications for lake management. Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam, 138 s.
- VAN DEN BROEK T., VAN DIGGELEN R., BOBBINK R., 2005. Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. *Journal of Vegetation Science* 16: 579—586.
- VAN DER PIJL L., 1969. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin, 218 s.
- VAN DER SMAN A.J.M., BLOM C.W.P., VAN DE STEEG M.H.M., 1992. Phenology and seed production in *Chenopodium rubrum*, *Rumex maritimus*, and *Rumex palustris* as related to photoperiod in river forelands. *Canadian Journal of Botany* 70(2): 392—400.
- VAN DER VALK A.G., DAVIS C.B., 1979. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank. *Aquatic Botany* 6: 29—51.
- VAN LEEUWEN C.H.A., VAN DER VELDE G., GROENENDAEL J.M., KLAASSEN M., 2012. Guttravellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography* 39: 2031—2040.
- VAN LEEUWEN C.H.A., VAN DER VELDE G., VAN LITH B., KLAASSEN M., 2012. Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *Plos One*, 7(3): e32292. doi:10.1371.
- VAN WIJK R.J., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. 1. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquatic Botany* 31: 211—258.
- VAN WIJK R.J., 1989. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. 3. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquatic Botany* 33: 271—299.
- VAN WIJK R.J., VAN GOOR E.M.J., VERKLEY J.A.C., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. 2. Autecological characteristics, with emphasis on salttolerance, intraspecific variation and isoenzyme patterns. *Aquatic Botany* 32: 239—260.
- VELICHKEVICH F.Y., ZASTAWNIAK E., 2006. Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 1: *Pteridophytes* and *Monocotyledons*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 224 s.
- VELICHKEVICH F.Y., ZASTAWNIAK E., 2008. Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 2: *Herbaceous dicotyledon*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 380 s.
- VITTOZ P., ENGLER R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117: 109—124.
- VOGT K., RASRAN L., JENSEN K., 2004. Water-borne seed transport and seed deposition during flooding in a small river-valley in Northern Germany. *Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie* 199: 377—388.
- WAINMAN N., MATHEWES R.W., 1990. Distribution of plant remains in surface sediments of Marion Lake, southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 68: 364—373.

- WARNER B., 1990. Methods in Quaternary Ecology. Geoscience Canada, Sittsville, Canada, 163 s.
- WARNER B.G., BARNETT P.J., 1986. Transport, sorting and reworking of Late Wisconsinan plant macrofossils from lake Erie, Canada. *Boreas* 15: 323—329.
- WASYLIKOWA K., 1986. Analysis of fossil fruits and seeds. In: Handbook of Palaeoecology and Palaeohydrology. Ed. B.E. BERGLUND. J. Wiley & Sons Ltd., Chichester, s. 571—590.
- WATTS W.A., 1978. Plant macrofossils and Quaternary paleoecology. In: Biology and Quaternary Environments. Eds. D. WALKER & J.C. GUPPY. Australian Academy of Sciences, Canberra, s. 53—67.
- WATTS W.A., WINTER T.C., 1966. Plant macrofossils from Kirchner Marsh, Minnesota: Apaleoecology study. *Bulletin of Geological Society of America* 77: 1339—1360.
- WETZEL R.G., 2001. Limnology, lake and river ecosystems. Academic Press, San Diego.
- WILLSON M.F., 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107—108: 261—280.
- WILLSON M.F., TRAVESET A., 2000. The ecology of seed dispersal. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Ed. by M. FENNER. CAB International, Wallingford, UK, s. 85—110.
- WONGSRIPHUEK C., DUGGER B.D., BARTUSZEVIGE A.M., 2008. Dispersal of wetland plant seeds by mallards: influence of gut passage on recovery, retention, and germination. *Wetlands* 22: 290—29.
- YANSA C.H., BASINGER J.F., 1999. A postglacial plant macrofossil record of vegetation and climate change in southern Saskatchewan. In: *Holocene Climate and Environmental Change in the Palliser Triangle: A Geoscientific Context for Evaluating the Impacts of Climate Change on the Southern Canadian Prairies*. Eds. D.S. LEMMEN, R.E. VANCE. GSC Bulletin 535: 139—172.
- YEO R.R., 1964. Life history of common cattail. *Weed* 12: 284—288.
- YEO R.R., 1966. Yields of propagules of certain aquatic plants I. *Weeds* 14: 110—113.
- ZHAO Y., SAYER C.D., BIRKS H.H., HUGHES M., PEGLAR S.M., 2006. Spatial representation of aquatic vegetation by macrofossils and pollen in a small and shallow lake. *Journal of Paleolimnology* 35: 335—350.
- ŽUREK S., 2010. Metody badań osadów bagiennych. Paludal sediments and their methods of investigation *Landform Analysis* 12: 137—148.

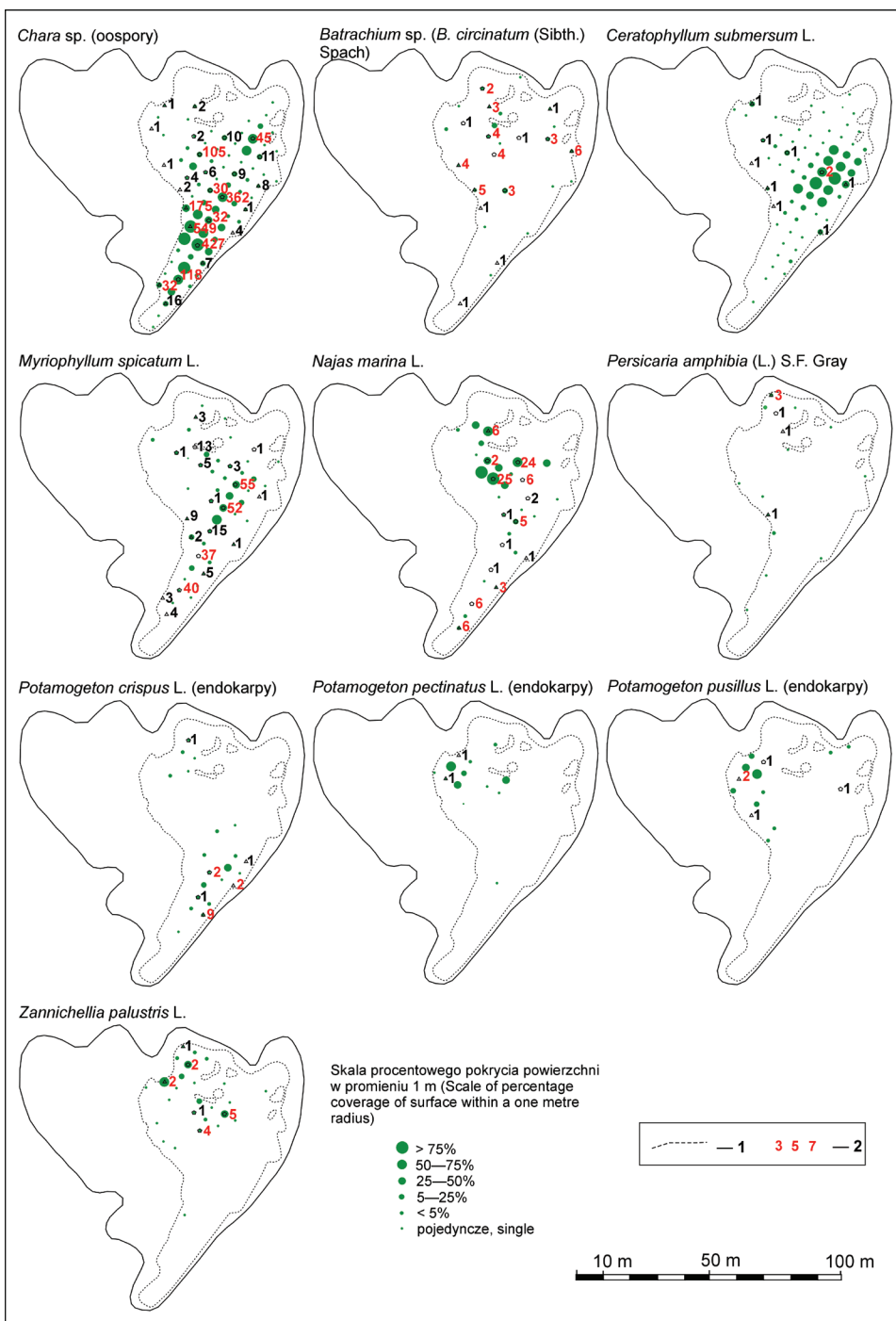
Schematy rozmieszczenia roślinności macierzystej i szczątków karpologicznych

Schemat 1. Procentowe pokrycie i rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin wodnych w zbiorniku Z I:

1 — zasięg roślinności szuwarowej, **2** — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

Figure 1. Percent contemporary coverage and distribution of carpological remains of aquatic plants in the reservoir Z I:

1 — extent of reed bed vegetation, **2** — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)

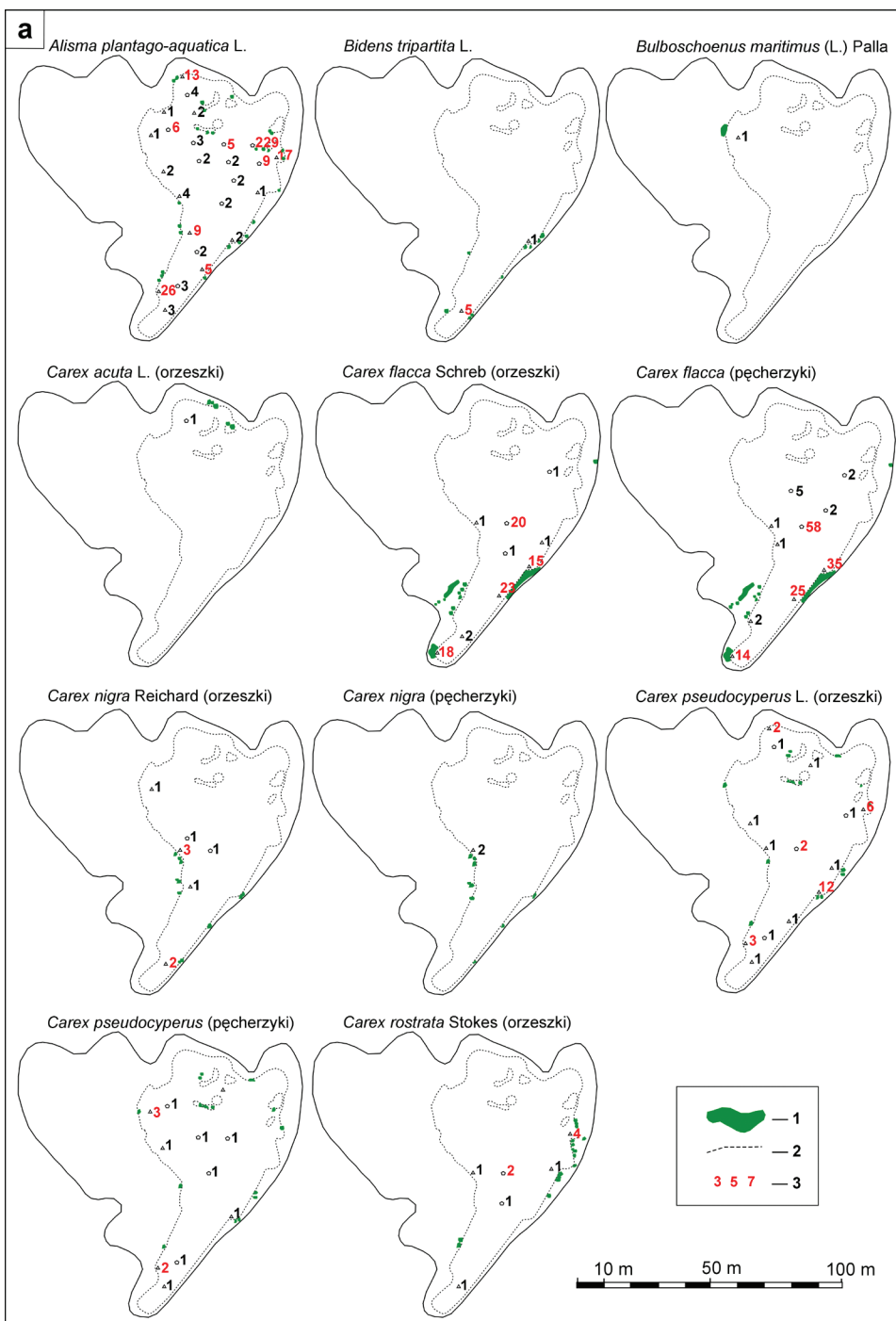


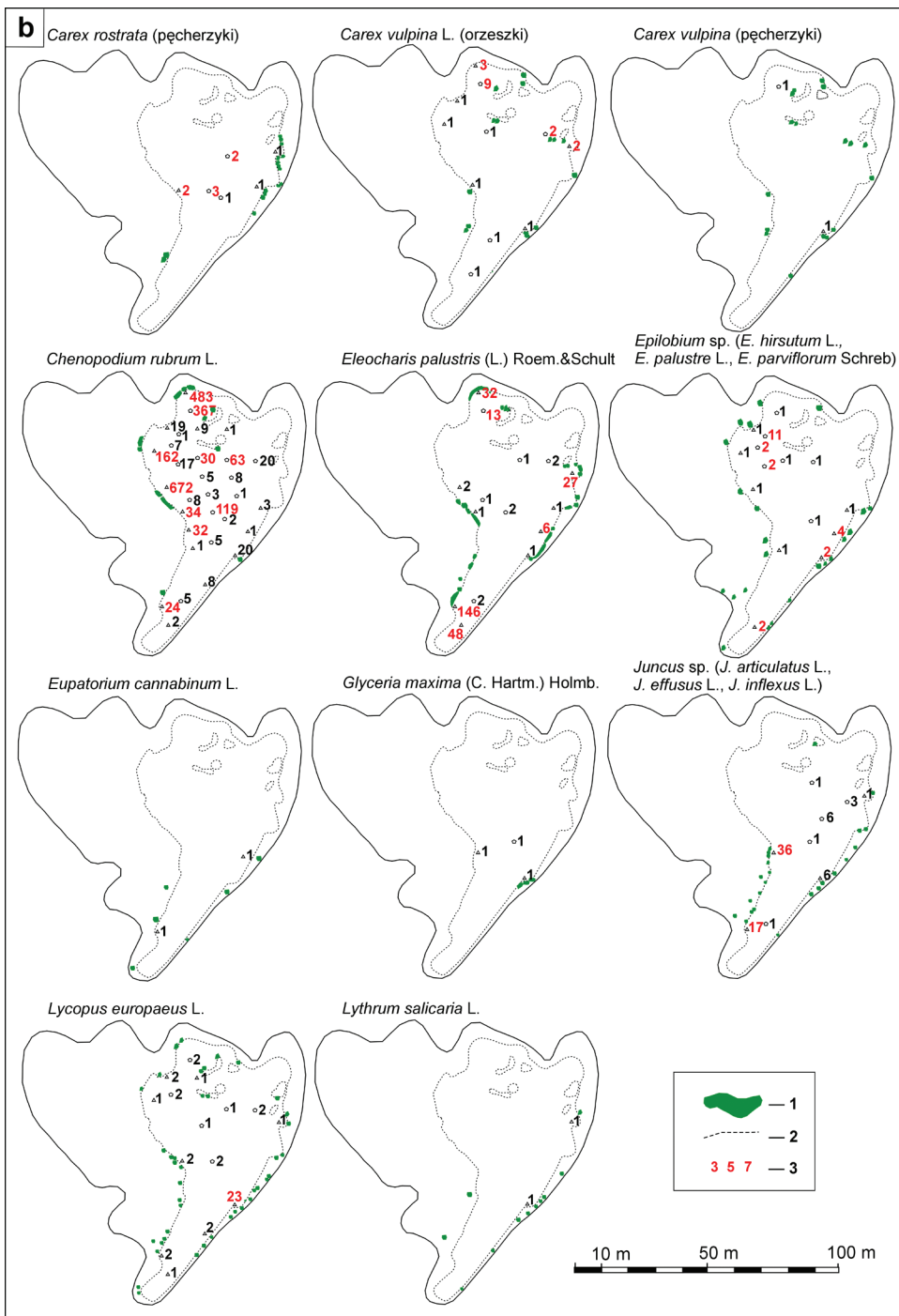
Schemat 2a—c. Współczesne rozmieszczenie wybranych gatunków roślin szuwarowych i dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z I:

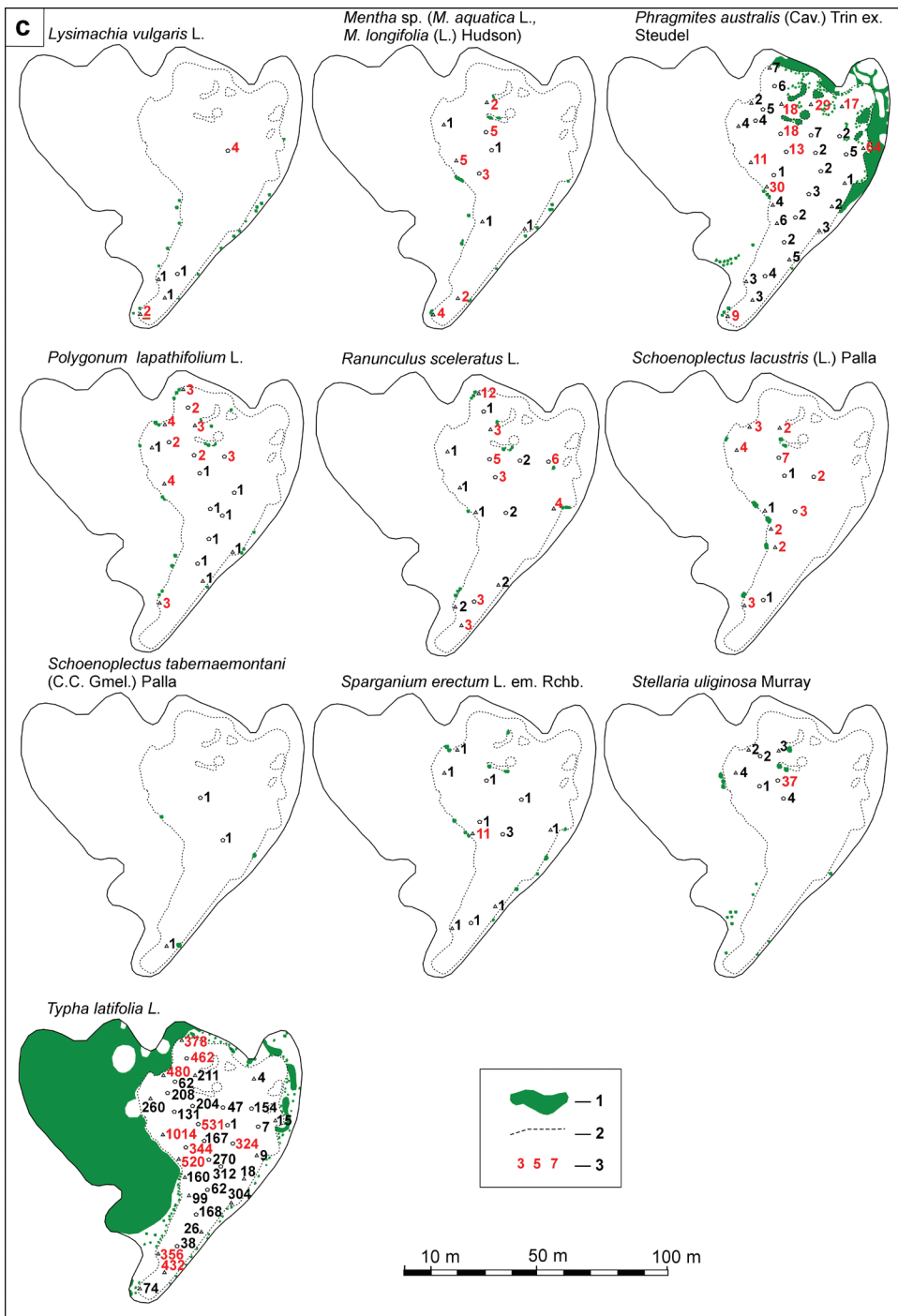
1 — współczesny zasięg płatów, **2** — zasięg roślinności szuwarowej, **3** — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

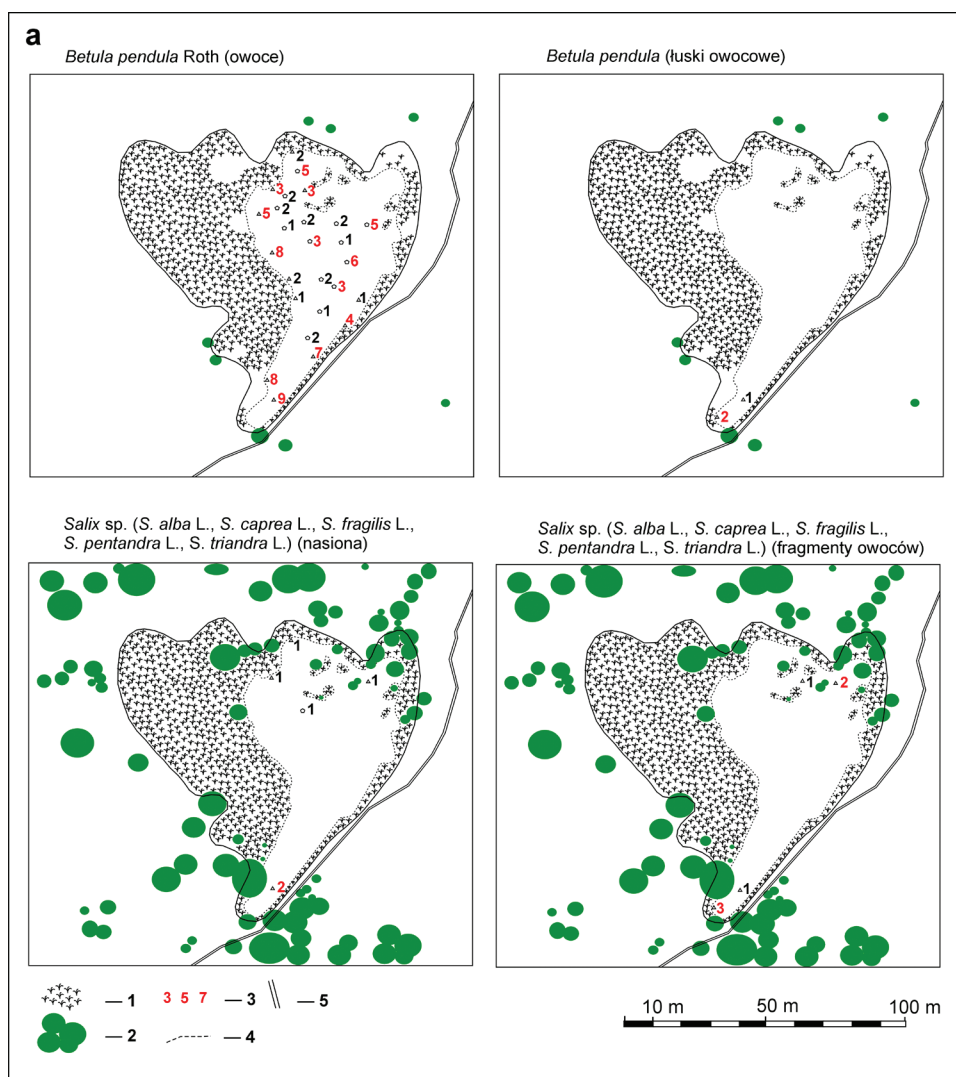
Figure 2a—c. Contemporary range of the patches and distribution of carpological remains of selected species of reed bed plants in the reservoir Z I:

1 — contemporary range of the patches, **2** — extent of reed bed vegetation, **3** — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)







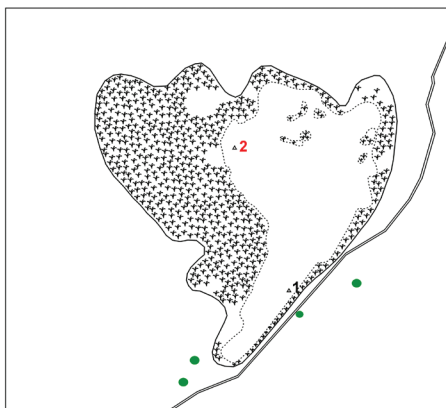
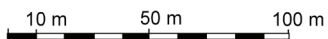


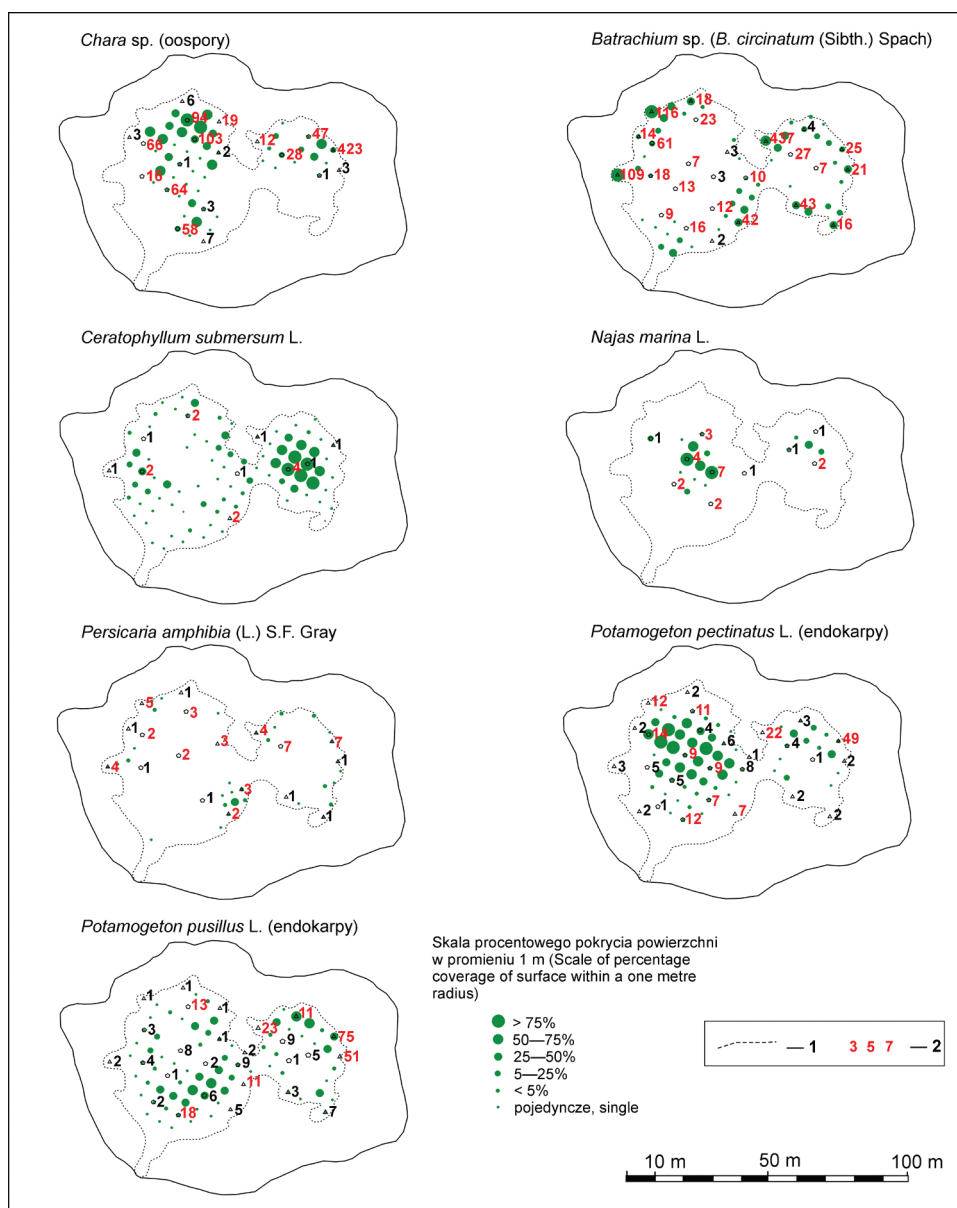
Schemat 3a—b. Współczesne rozmieszczenie drzew i krzewów oraz dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z I:

1 — szuwały, 2 — lokalizacja drzew i krzewów, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006), 4 — zasięg roślinności szuwarowej, 5 — drogi

Figure 3a—b. Contemporary location of selected species of trees and shrubs and distribution of their carpological remains in the reservoir Z I:

1 — reed bed vegetation, 2 — location of trees and shrubs, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006), 4 — extent of reed bed vegetation, 5 — road

b*Rubus* sp.*Sambucus nigra* L.

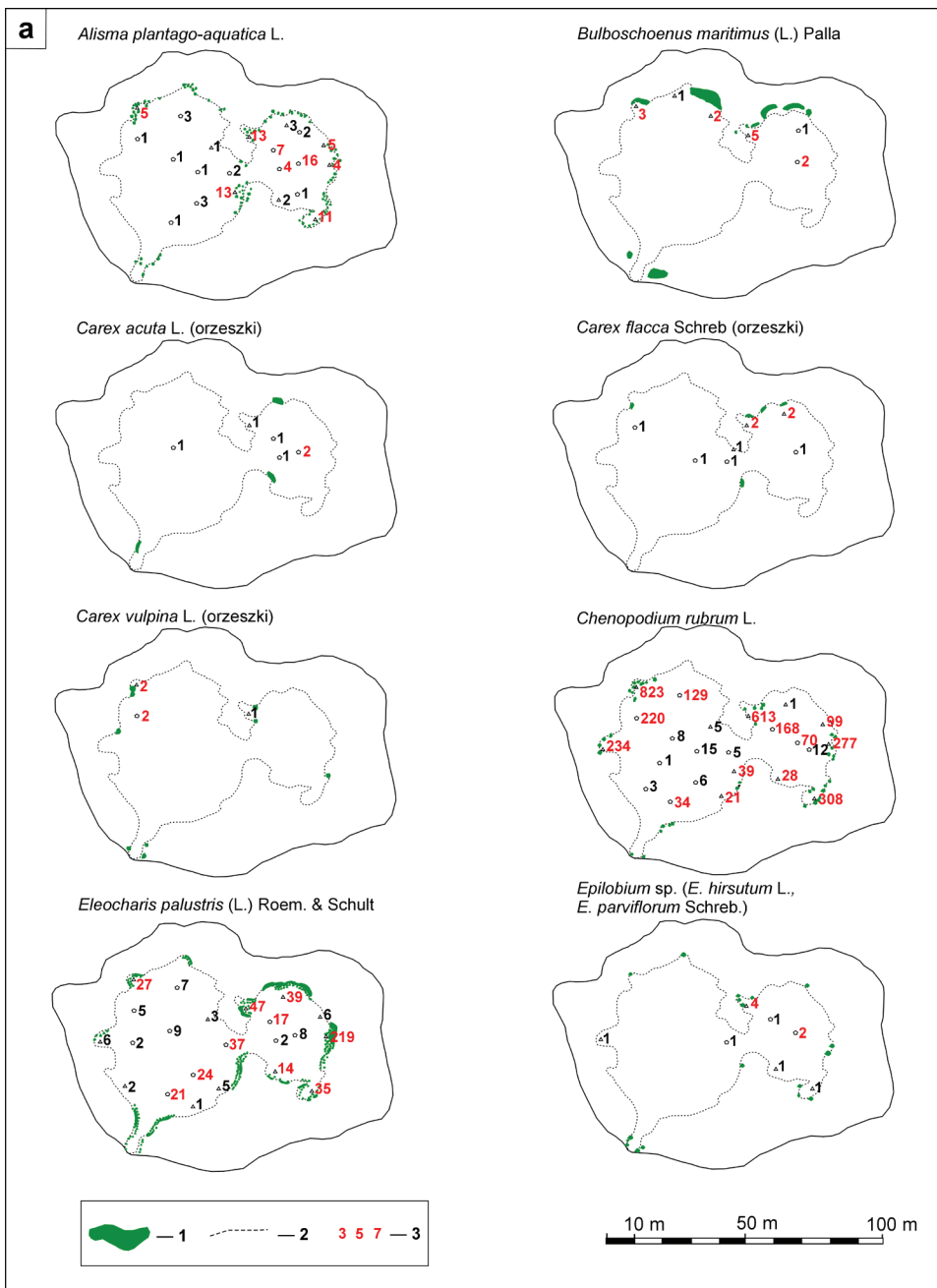


Schemat 4. Procentowe pokrycie i rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin wodnych w zbiorniku Z II:

1 — zasięg roślinności szuwarowej, 2 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspór (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

Figure 4. Percent contemporary coverage and distribution of carpological remains of aquatic plants in the reservoir Z II:

1 — extent of reed bed vegetation, 2 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)



Schemat 5a—c. Współczesne rozmieszczenie wybranych gatunków roślin szuwarowych i dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z II:

1 — współczesny zasięg płatów, 2 — zasięg roślinności szuwarowej, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspór (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

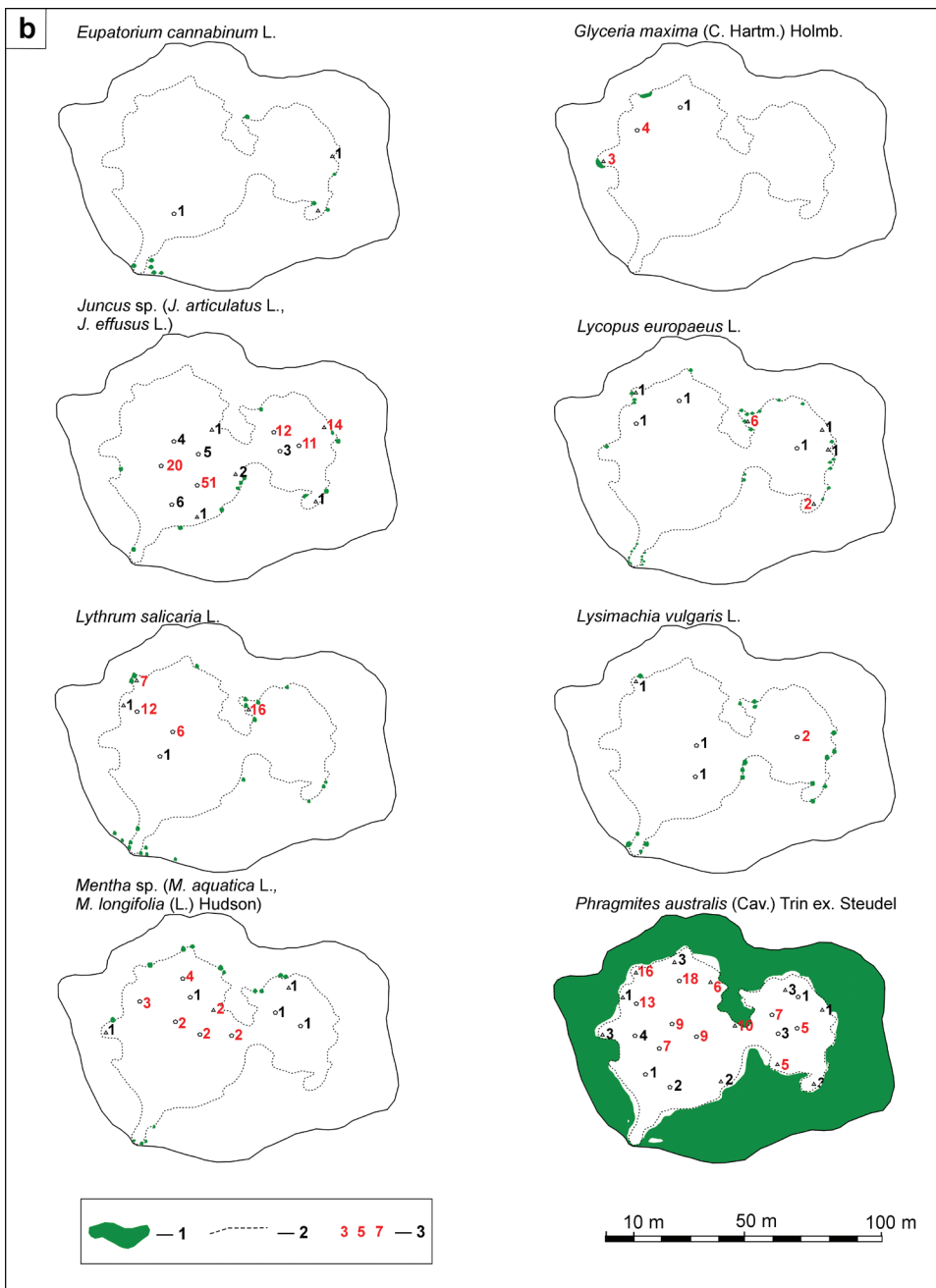
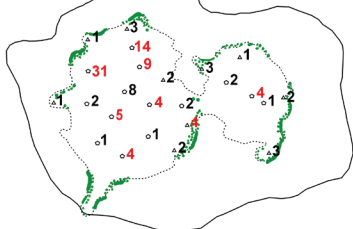


Figure 5a—c. Contemporary range of the patches and distribution of carpological remains of selected species of reed bed plants in the reservoir Z II:

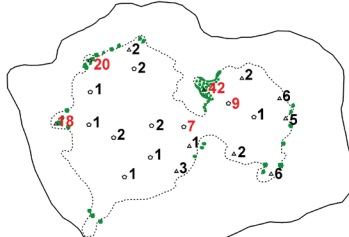
1 — contemporary range of the patches, 2 — extent of reed bed vegetation, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)

C

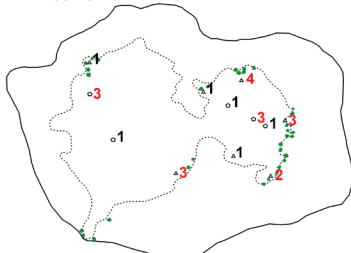
Polygonum lapathifolium L.



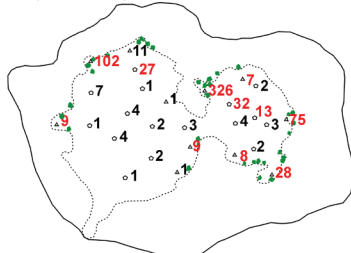
Ranunculus sceleratus L.



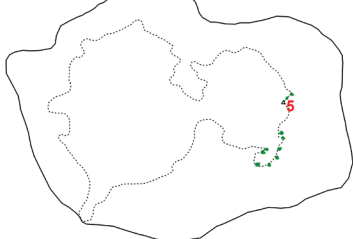
Rorippa palustris (L.) Besser



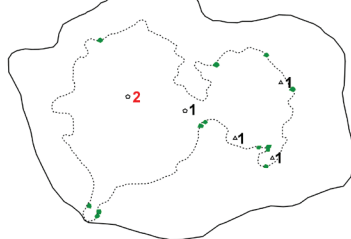
Schoenoplectus tabernaemontani
(C.C. Gmel.) Palla



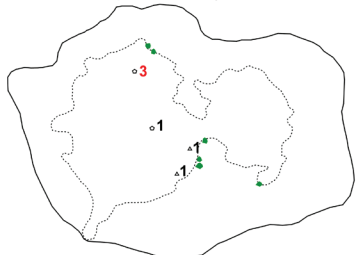
Scirpus sylvaticus L.



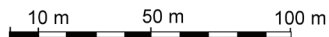
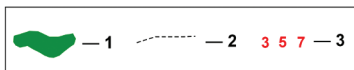
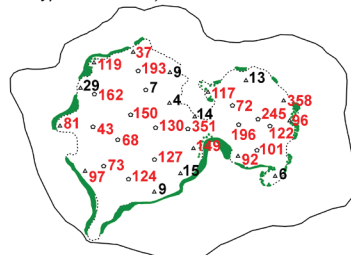
Sparganium erectum L. em. Rchb.

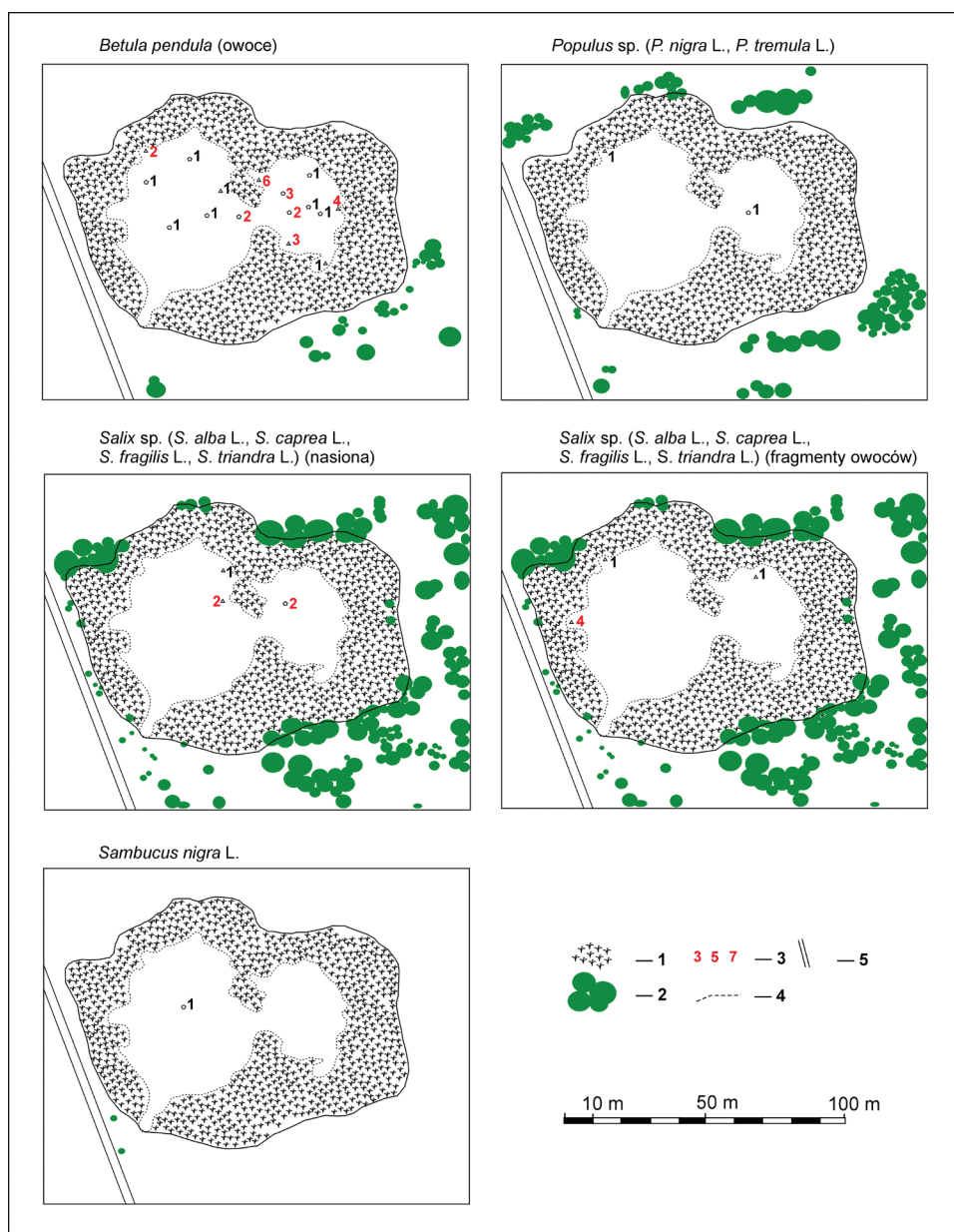


Stellaria uliginosa Murray



Typha sp. (*Typha angustifolia* L.,
Typha latifolia L.)



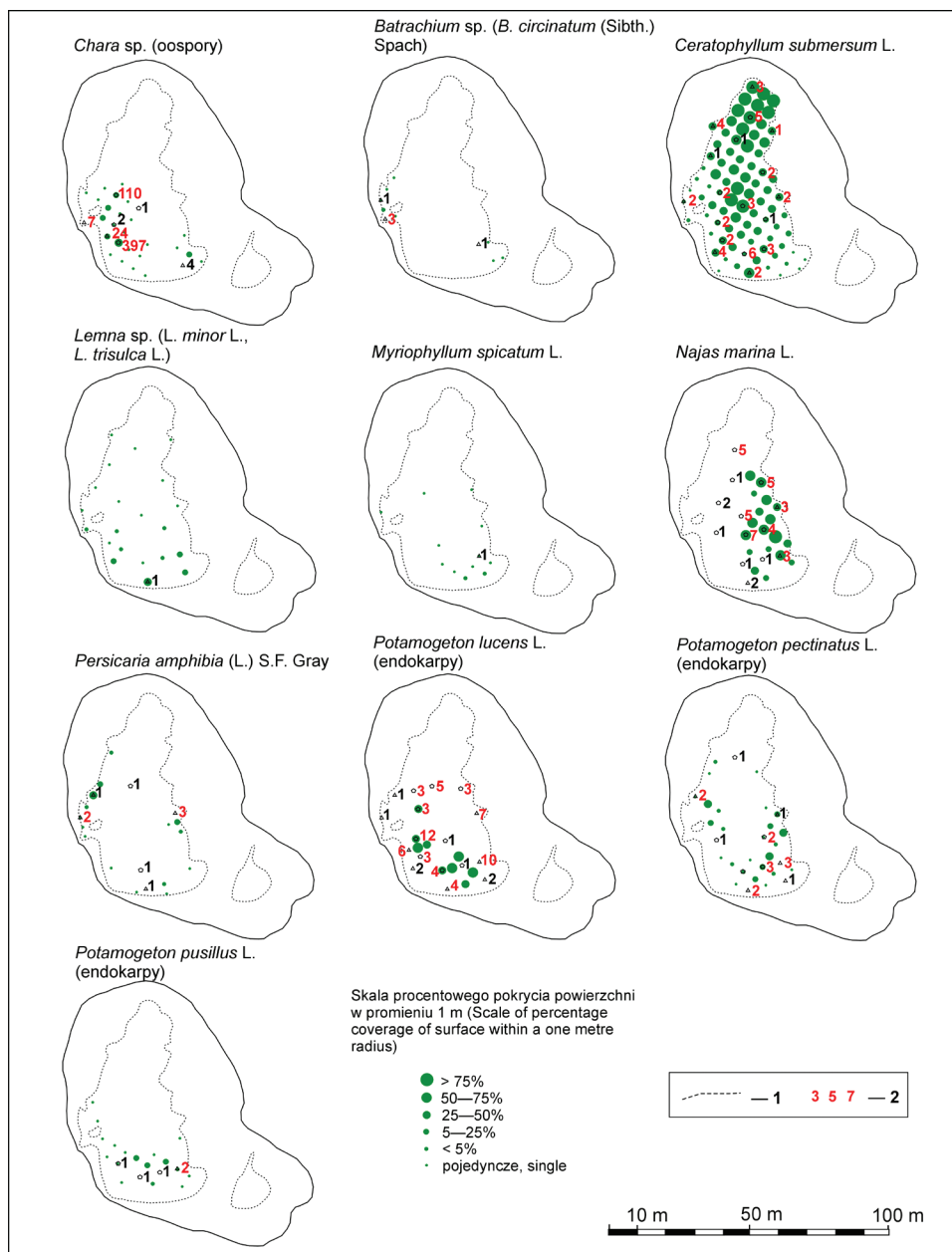


Schemat 6. Współczesne rozmieszczenie drzew i krzewów oraz dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z II:

1 — szuwały, 2 — lokalizacja drzew i krzewów, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspór (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006), 4 — zasięg roślinności szuwarowej, 5 — drogi

Figure 6. Contemporary location of selected species of trees and shrubs and distribution of their carpological remains in the reservoir Z II:

1 — reed bed vegetation, 2 — location of trees and shrubs, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006), 4 — extent of reed bed vegetation, 5 — road

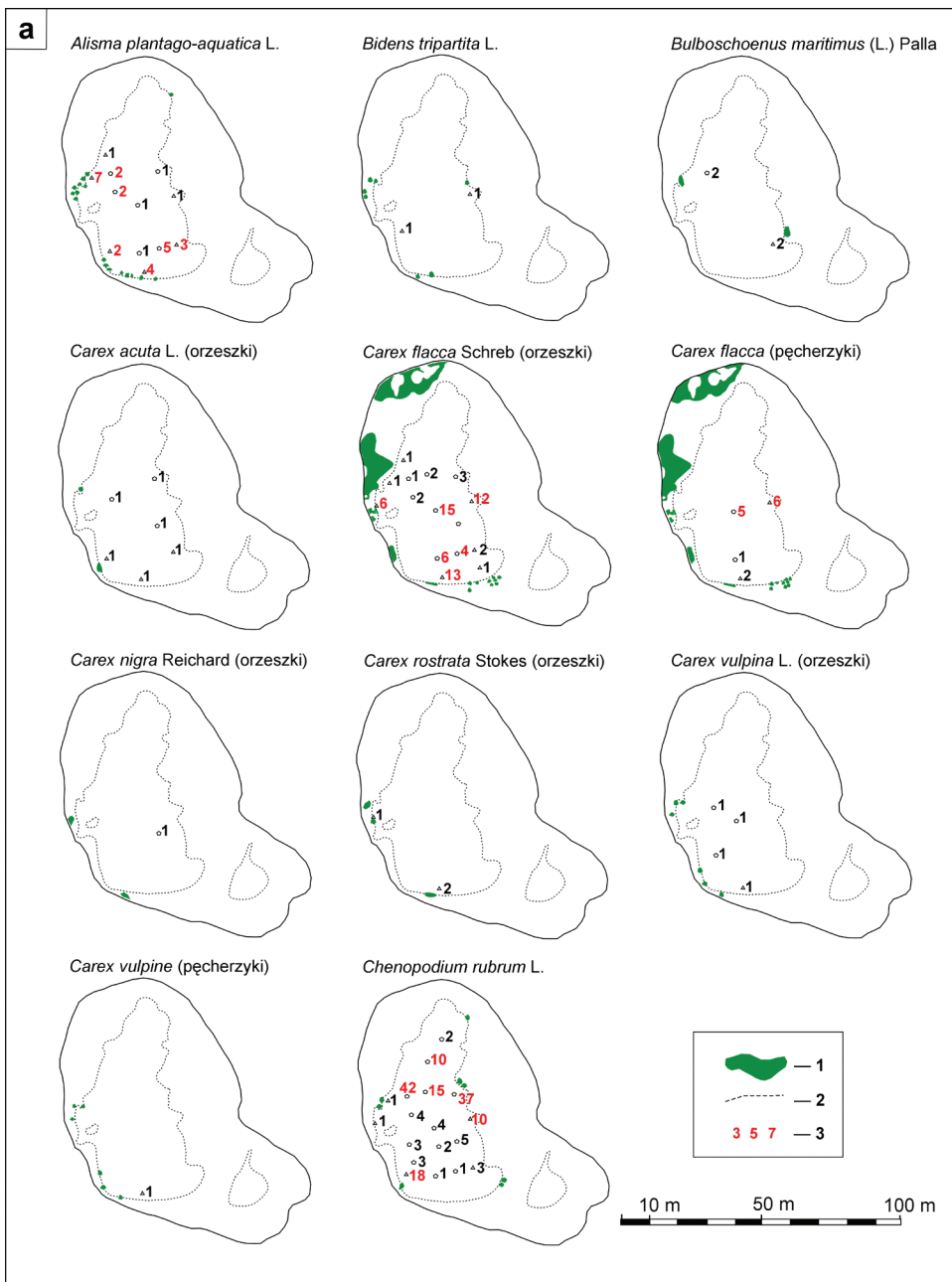


Schemat 7. Procentowe pokrycie i rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin wodnych w zbiorniku Z III:

1 — zasięg roślinności szuwarowej, 2 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

Figure 7. Percent contemporary coverage and distribution of carpological remains of aquatic plants in the reservoir Z III:

1 — extent of reed bed vegetation, 2 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)



Schemat 8a—c. Współczesne rozmieszczenie wybranych gatunków roślin szuwarowych i dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z III:

1 — współczesny zasięg płatów, 2 — zasięg roślinności szuwarowej, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

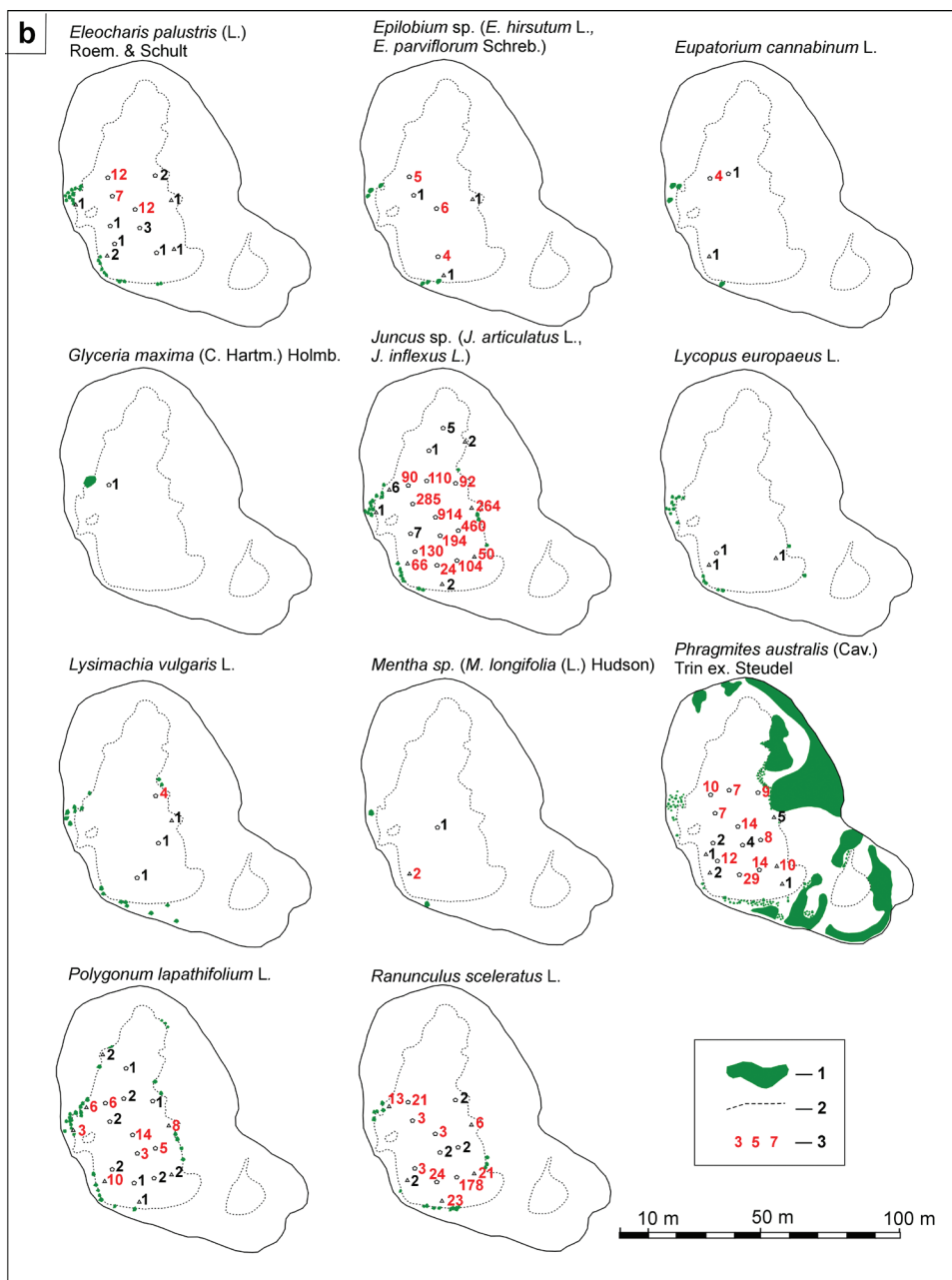


Figure 8a—c. Contemporary range of the patches and distribution of carpological remains of selected species of reed bed plants in the reservoir Z III:

1 — contemporary range of the patches, 2 — extent of reed bed vegetation, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)

C

Rorippa palustris (L.) Besser

Rumex hydrolapathum Huds.

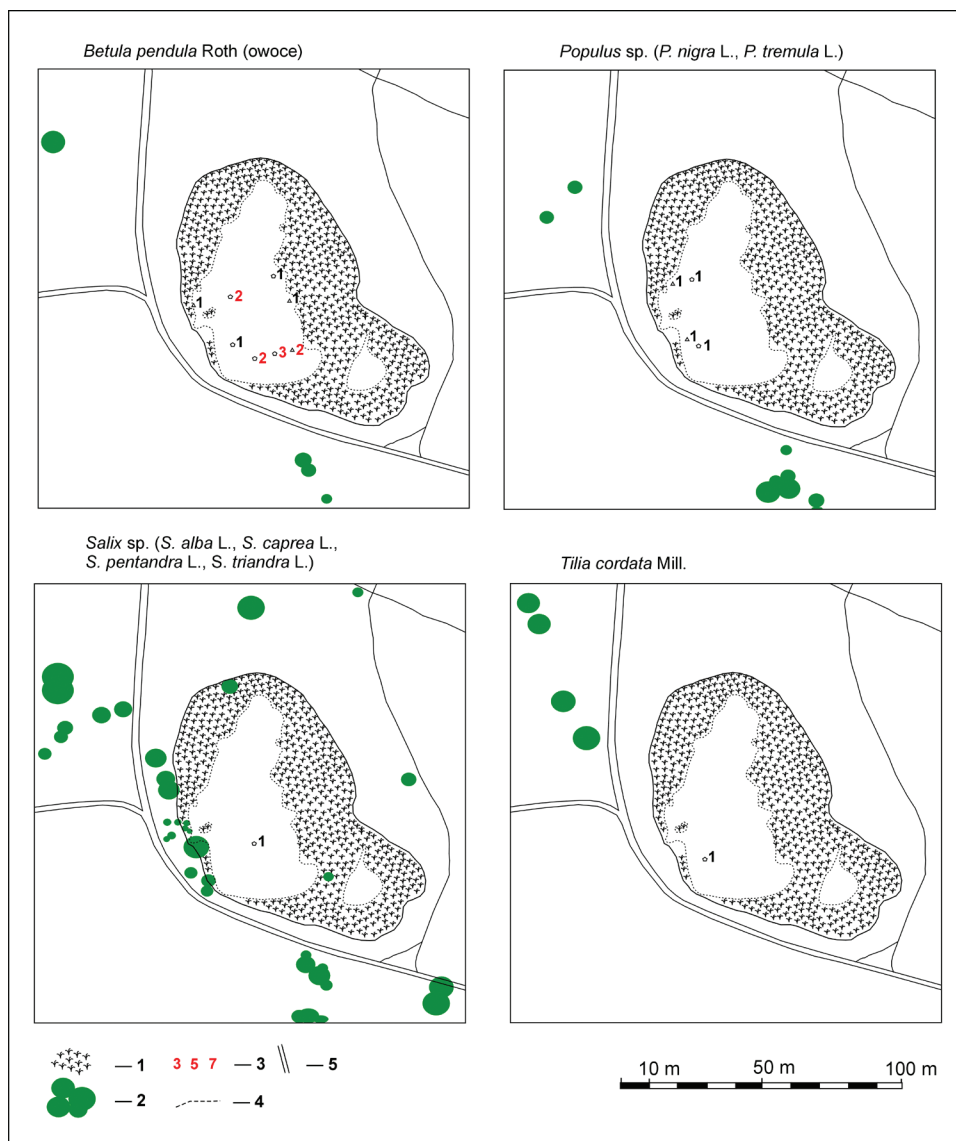
Schoenoplectus tabernaemontani (C.C. Gmel.) Palla

Sparganium erectum L. em. Rchb.

Stellaria uliginosa Murray

Typha sp. (*T. angustifolia* L.,
T. latifolia L.)

10 m 50 m 100 m

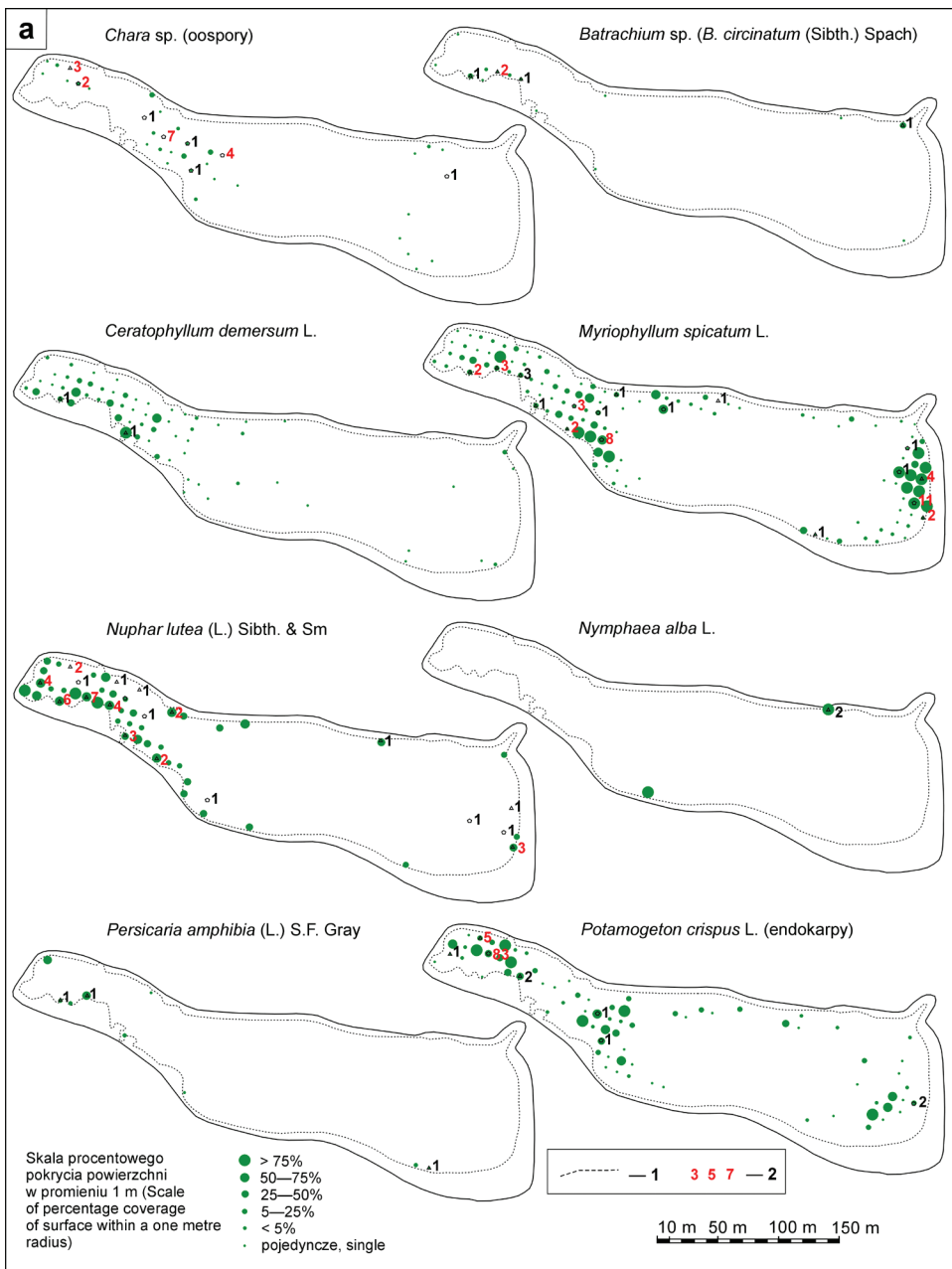


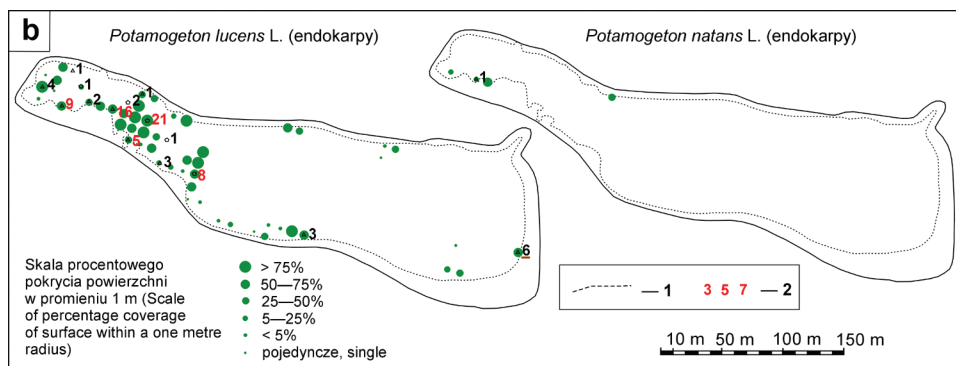
Schemat 9. Współczesne rozmieszczenie drzew i krzewów oraz dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Z III:

1 — szuwary, 2 — lokalizacja drzew i krzewów, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006), 4 — zasięg roślinności szuwarowej, 5 — drogi

Figure 9. Contemporary location of selected species of trees and shrubs and distribution of their carpological remains in the reservoir Z III:

1 — reed bed vegetation, 2 — location of trees and shrubs, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006), 4 — extent of reed bed vegetation, 5 — road





Schemat 10a—b. Procentowe pokrycie i rozmieszczenie szczątków karpologicznych roślin wodnych w zbiorniku Glinianka Piekary:

1 — zasięg roślinności szuwarowej, 2 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

Figure 10a—b. Percent contemporary coverage and distribution of carpological remains of aquatic plants in the reservoir Glinianka Piekary:

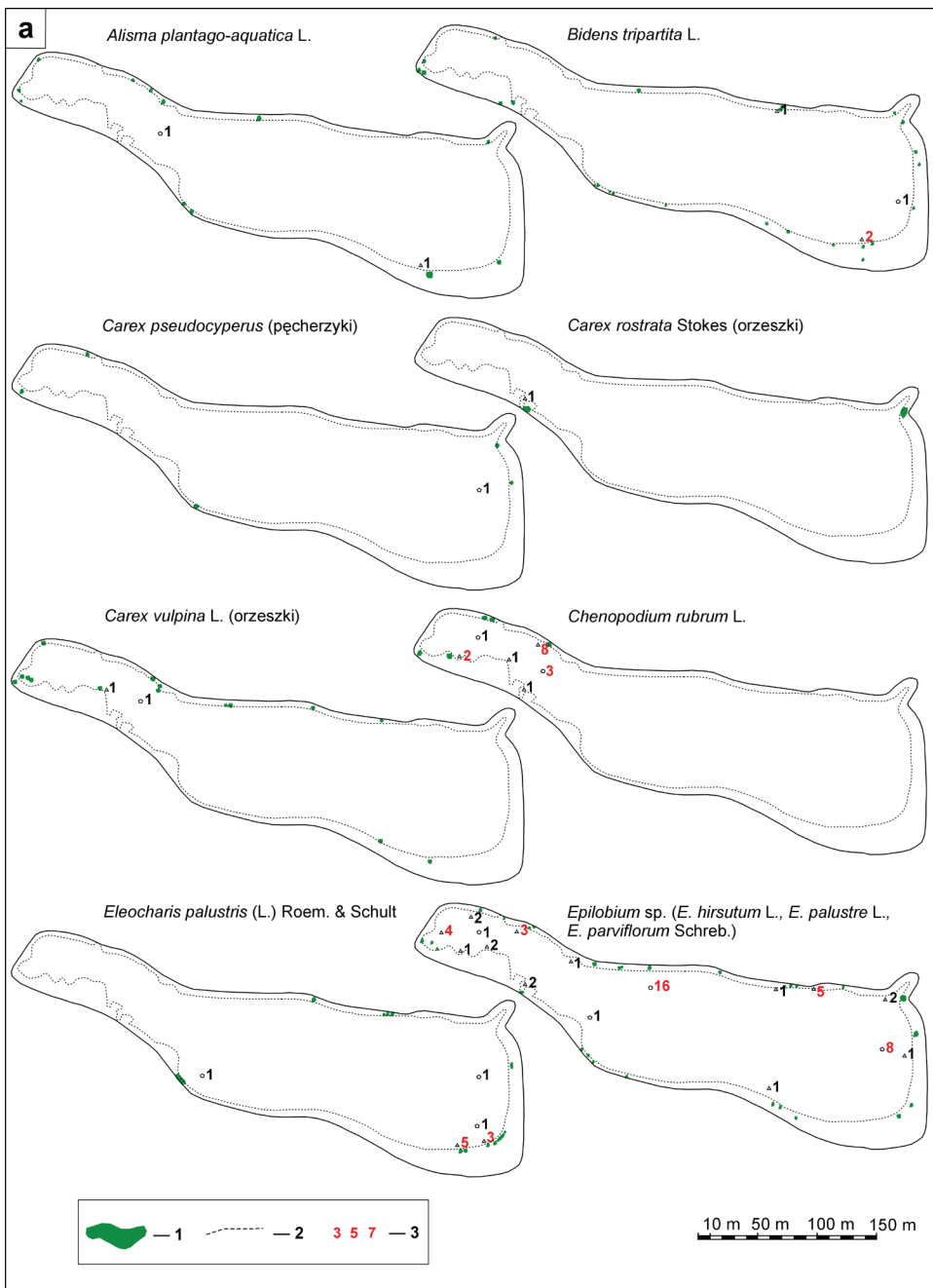
1 — extent of reed bed vegetation, 2 — samples with statistically significant concentration of diaspor (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)

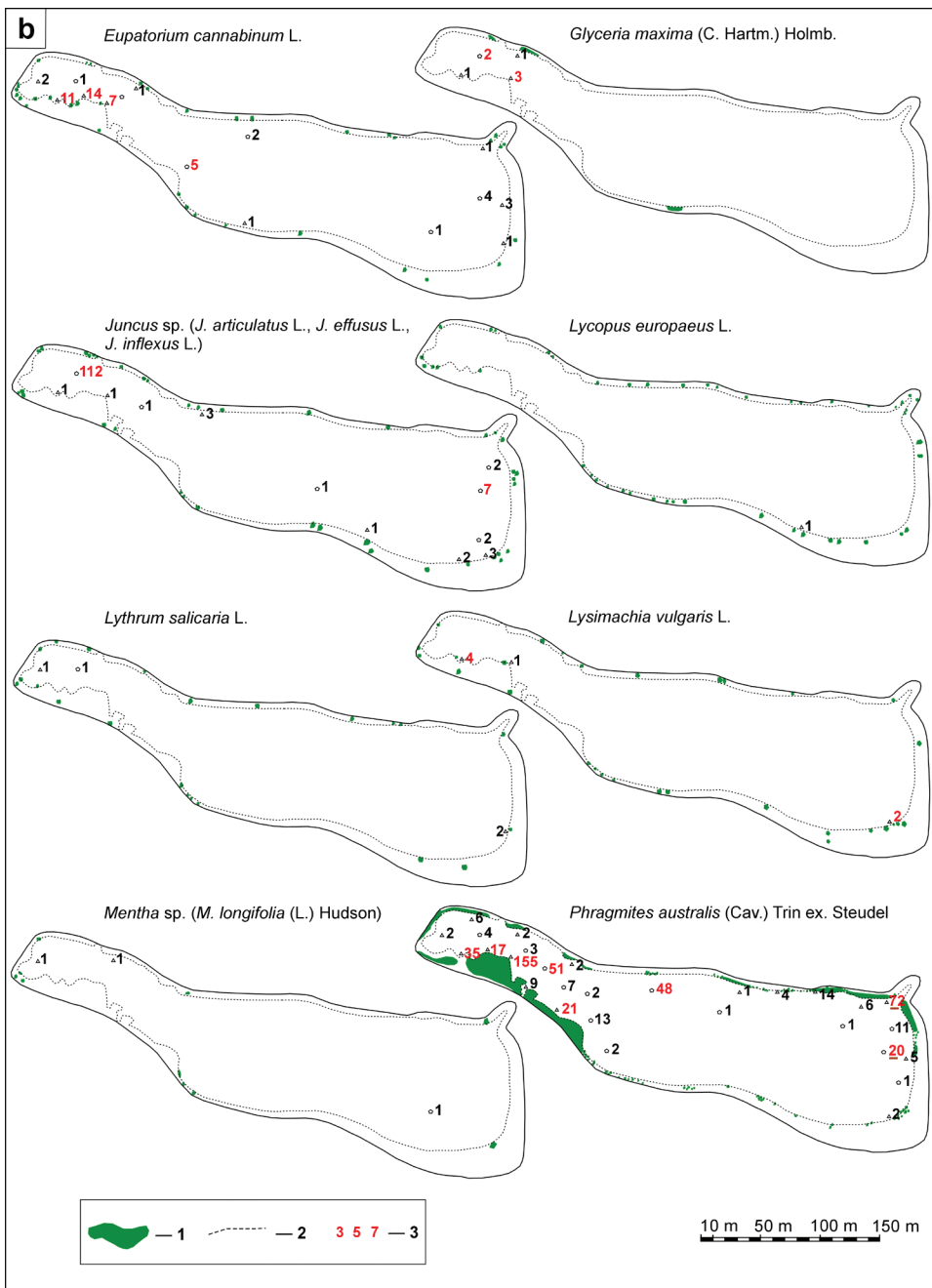
Schemat 11a—c. Współczesne rozmieszczenie wybranych gatunków roślin szuwarowych i dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Glinianka Piekary:

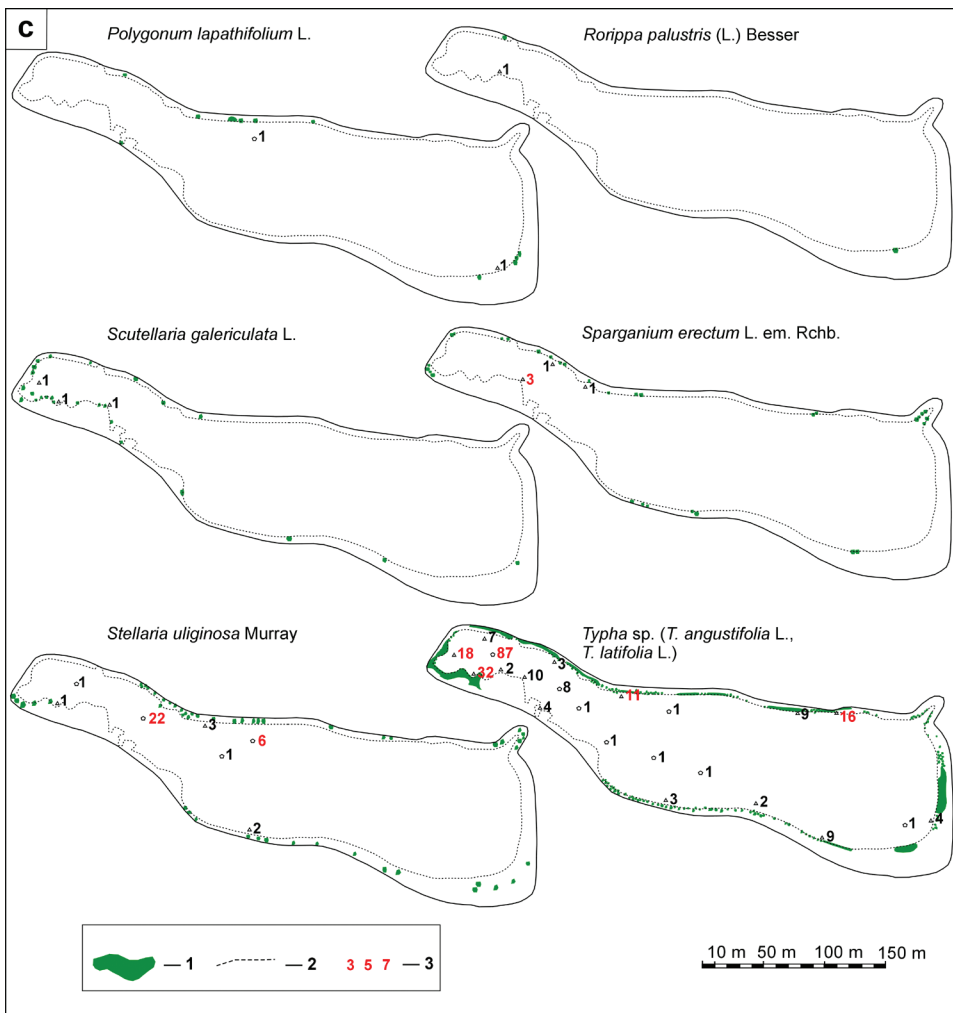
1 — współczesny zasięg płatów, **2** — zasięg roślinności szuwarowej, **3** — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006)

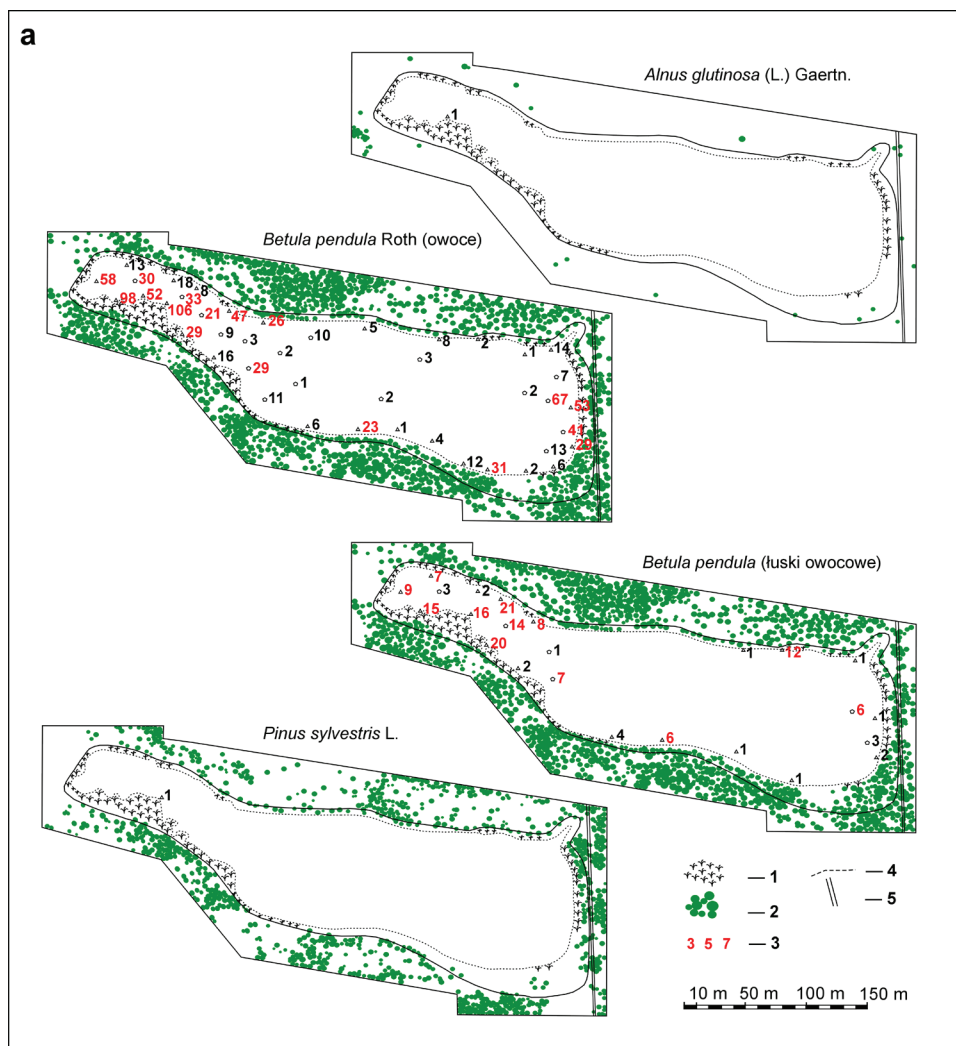
Figure 11a—c. Contemporary range of the patches and distribution of carpological remains of selected species of reed bed plants in the reservoir Glinianka Piekary:

1 — contemporary range of the patches, **2** — extent of reed bed vegetation, **3** — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006)







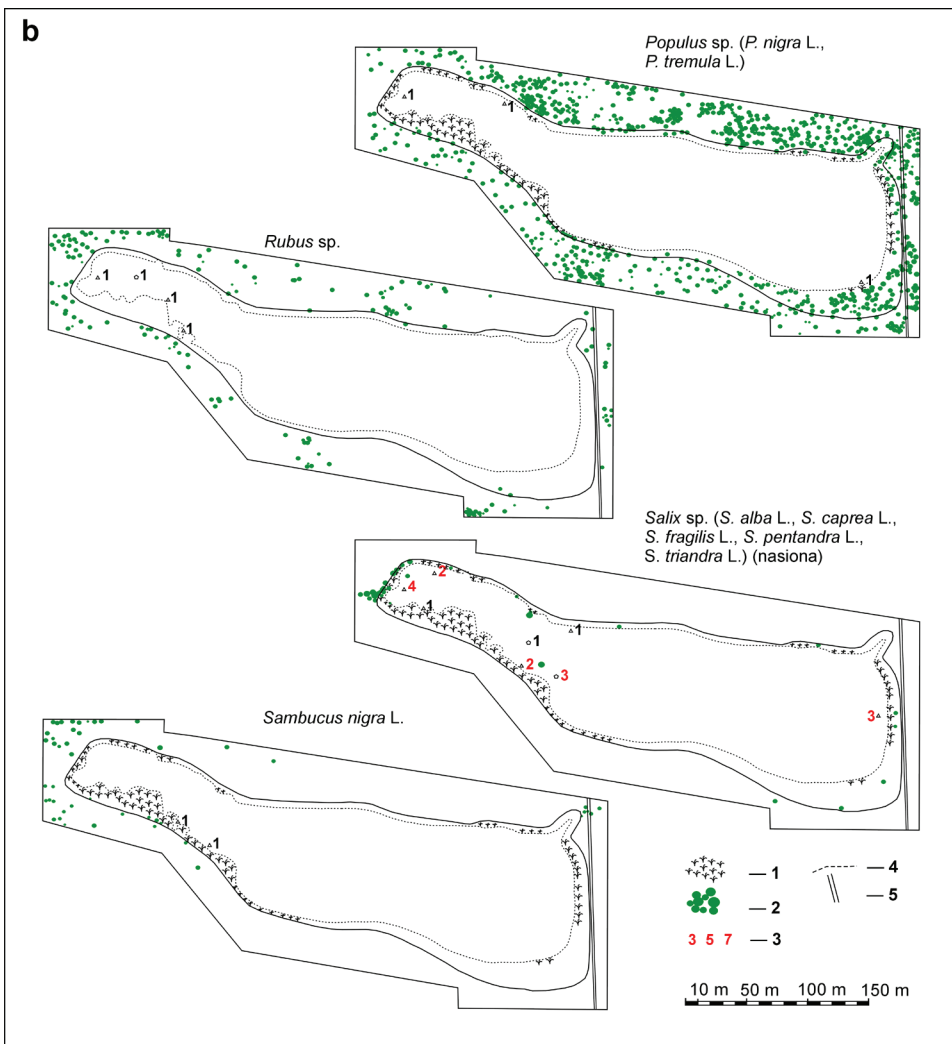


Schemat 12a—b. Współczesne rozmieszczenie drzew i krzewów oraz dystrybucja ich szczątków karpologicznych w zbiorniku Glinianka Piekary:

1 — suwary, 2 — lokalizacja drzew i krzewów, 3 — próby z istotną statystycznie koncentracją diaspor (analiza testem K. Doi wg RUNGE, 2006), 4 — zasięg roślinności szuwarowej, 5 — drogi

Figure 12a—b. Contemporary location of selected species of trees and shrubs and distribution of their carpological remains in the reservoir Glinianka Piekary:

1 — reed bed vegetation, 2 — location of trees and shrubs, 3 — samples with statistically significant concentration of diaspores (analysis by means of test K. Doi by RUNGE, 2006), 4 — extent of reed bed vegetation, 5 — road



Artur Szymczyk

Relations between assemblages of carpological remains and contemporary vegetation of small, shallow water reservoirs

Representation of contemporary vegetation and distribution of macroremains
in the sediments of chosen reservoirs on the Silesian Uplands

Summary

The work presents the results of research on the relations between assemblages of carpological remains and contemporary vegetation in four small water reservoirs. The main aim of the conducted research was to determine to what extent the assemblages of carpological remains preserved in the top layer of bottom sediment of the presently growing vegetation and which factors have crucial influence on the formation of taphocenoses. The author has been trying to answer the following questions: 1. Can the anthropogenic water reservoirs constitute model objects for the examination of the processes that result in the formation of floral taphocenoses of macroremains? 2. To what extent does the species composition of assemblages of carpological remains reflect the species composition of the presently growing vegetation? 3. Does the amount of diaspores of particular species found in sediment specimens reflect the ratio of their amount/overlay in the contemporary phytocenoses or, at least does the number of diaspores reflect the domination of particular species in individual groups? 4. Which factors determine the arrangement and number of carpological remains in small and shallow water reservoirs?

The research was conducted in the years 2007—2009. Contrary to the former works focusing on the representation of the selected vegetation groups, this research has comprised the analysis of the whole flora growing presently in the reservoirs and in the 100-meter distance from them. The species composition of that vegetation was examined with the use of transect method, which consists in making a floristic list each year in mid July. Simultaneously, the evaluation of the general number of species in the reservoir was made. For that purpose a five-stage DAFOR scale of frequency was applied. In 2009, in the designated checkpoints, with the use of Braun-Blanquet scale, the evaluation of the proportional overlay of the particular water vegetation species was made. In mid July 2009, the general number of 150 specimens from the top sediment layer (2 cm) was drawn with the use of probes. The capacity of samples used in the macroremains analysis was of 100 cm³. In order to indicate the points of statistically significant concentration of macroremains the K. Doi method was applied, which allowed for designating the dominating elements. To determine relations between the number of species to be presently found and their representations in the assemblages of macroremains, for each group of vegetation the percentage of the contemporary group of species represented in these assemblages was calculated. For the species composition of the assemblages of macroremains and the

contemporary phytocoenoses in the analysed reservoirs the Sørensen similarity index was also calculated.

The conducted research has illustrated a great utility of anthropogenic water reservoirs located in the sedimentation basins and pits created after the extraction of clay, as objects usable for conducting research on the dependencies between vegetation that may be presently found and the carpological taphocenoses of floral vestiges that are being formed. It has turned out that these reservoirs may function as model objects to observe the processes of formation of taphocenoses in reservoirs which are either in the terminal stages of their development or at the earlier stages of evolution.

It has been shown that in both small and highly aggraded reservoirs, the key factors determining the distribution of carpological remains of particular species within a basin include: the capacities of diaspores to float upon the water surface, the method of dissemination, the size of diaspores, their shapes and composition, especially the occurrence of various types of „protuberances” such as thorns or hooks, dispersion of bulrush and water vegetation and the extent of bottom overgrowth, the shape of the reservoir basin, presence of animals, including especially fish and birds, as well as the characteristics of ecosystem which may influence the emergence of phenomena facilitating transport or re-deposition of remains, including, algal mats.

The results have shown the general tendency for the concentration of carpological remains in the area where they contact with the strip of rush vegetation. In all the reservoirs the samples collected in the coastal line were characterized by higher frequency of occurrence of vestiges and bigger variety of species than the samples collected from the central parts of the basin.

The analysis of distribution of carpological remains of particular ecological groups has proven that in case of reed bed plants and species associated with rush vegetation, most of the diaspores (53.1—59.5%) were deposited in the coastal samples. A similar situation could be observed in case of trees and bushes from among which, in three examined reservoirs, the percentage of carpological remains found in the samples from the coastal line was 60—71%. Only in one reservoir most of the diaspores were deposited in the central part of the basin, which should be connected with them being seized by the plant shoots, the sprouts of which were reaching the water surface. In case of aquatic plants the distribution of carpological remains in the samples was different than in case of rush vegetation. In three examined reservoirs most of their diaspores (56.4—83.7%) were found in the samples from the central part of the basin. Only in one reservoir, most of the diaspores (64.7%) of aquatic species came from the coastal samples. It was caused by the concentration of *Batrachium circinatum* patches widely represented in the assemblages of macroremains in gulfs in which the samples were collected. The arrangement of carpological remains of terrestrial plants in the reservoir sediments was versatile and it was dependent mainly on the diaspores capacity to float upon the water surface and the method of their transportation to the basin. The floating diaspores of wind-dispersed species were usually deposited by the coast, whereas these of zoochoric species — randomly near the places where they had been dragged by birds.

In all the reservoirs the biggest number of assemblages of macroremains was derived from gulfs located among the rush vegetation and shoals often overgrown with patches of *Eleocharis palustris*. In the shallow parts of the basins, there were also numerous assemblages of macroremains from the samples found in the small bottom depressions and in the direct neighbourhood of the thick shoots of immersed plants, which constituted a barrier for transportation of diaspores over the bottom that resulted from micro-currents caused by the prey of birds and fish.

The concentration of carpological remains of some species may be caused by the whole „batches” of seeds or fruit getting into the reservoir, which develop due to dipping (*Typha* sp.), agglutination with cobweb (*Epilobium* sp., *Sparganium erectum*), fastening of fruits (*Eleocharis palustris*) or burying of the whole fructification (*Phragmites australis*).

The most important aspects of distribution of carpological remains within the basins of reservoirs appeared to be the differences in size, depth, bottom and coast shape and, most importantly, differences in the level of plant overgrowth.

In small shallow reservoirs in terminal stage of development, the influence of vegetation on the dispersion of floating diaspores is especially important, as the strong development of flora is characteristic for them. Rush vegetation, surfacing shoots of water plants and nymphaeid leaves, seize the floating seeds and fruit and limit their migration. It causes concentration of diaspores on the edges and within the patches of plants, also in the central parts of the basin, making their arrangement more regular. From the perspective of paleolimnological research, the insufficient number of samples collected from the basin of similar reservoirs may diminish probability of discovering species the range of which is limited by the reservoirs confines. Simultaneously, however, due to the limitation of diaspores migration, their localisation may reflect the location of patches of the parent vegetation better.

The capacity for dispersion of the diaspores on a bigger area, characteristic for species the seeds and fruit of which are drifted by water, carried by the wind or by birds, makes them easy to be sized, even with the smaller number of sediment samples collected. In small overgrown reservoirs, the species characterised by anemochorous ways of dispersion may be seen especially often, as they were found in over 50% of the analysed samples.

A considerable participation of diaspores adapted to the long drifting upon the water surface, comparable to that of coastal samples, including: fruit *Carex* sp., fruit and fruit scales *Betula* sp. or seeds *Alisma plantago-aquatica*, noted in samples derived from the central parts of the reservoir basin, may confirm the thesis about the small depth of the reservoir.

The analysis of the distribution of reed bed plants and aquatic species of carpological remains in the top layers of sediments in the examined reservoirs has shown that diaspores of such plants as: *Ceratophyllum submersum*, *Najas marina*, *Zannichellia palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Bidens tripartita*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Scutellaria galericulata*, were concentrated upon a smaller area and they indicated the position of the parent vegetation most accurately. The fruit and seeds of such species as: *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *Eleocharis palustris*, *Mentha aquatica* and *Schoenoplectus tabernaemontani*, were usually subjected to bigger dispersion and were found in a larger distance from parent plants. In these cases, the location of patches of parent vegetation was indicated by the statistically significant concentration of carpological remains rather than single seeds or fruit. The places where the *Chara* sp. algae occur presently were indicated only by the much higher concentration of oospores, which in the examined reservoirs was equal to over 100 oospores per 100 cm³ of sediment.

The representation of the particular species in the assemblages of macroremains is dependent primarily on the amount of parent vegetation, the number of diaspores produced by it, durability of diaspores and the ways of their distribution. The research has proven that the number of diaspores found in the sediments does not reflect precisely the quantity relations among the parent vegetation, however, it aptly reflects the species composition of the parent phytocenoses.

The average frequency of carpological remains presence in samples derived from small shallow reservoirs was higher than in a bigger and deeper reservoir. The level of representation in the assemblages of macroremains, in turn, was diversified both in terms of the

particular ecological groups of plants and in terms of the general amount of vegetation which presently occurs in the reservoirs or their neighbourhood. For all the flora which occurs within the distance of 100 meters from the reservoir, the level of representation was at most 43.5%. The obtained results have shown that there is no direct connection between the size and depth of the reservoir and the level of representation of vegetation in the assemblages of macroremains.

In general, the groups of plants that were dominating, depending on a reservoir, were the plants connected with lines of rush vegetation (max. 78.8%) or aquatic plants (max. 76.9%). The least represented were the trees and bushes (max. 28.6%) and the plants from the terrestrial habitats (max. 28.9%). The representation of plants connected with terrestrial habitats was dependent on the distance in which the parent vegetation was growing, and on the presence of rush vegetation line which functioned as a filter seizing the seeds which might get to the reservoir together with the runoff. A group of species growing within the area of the reservoir basin was most widely represented, whereas the group of species which were located beyond the basin was poorly represented — exclusively by the diaspores of anemochorous and zoochorous species. Despite quite a poor representation of terrestrial plants, it should be admitted that their presence was a good indicator of the occurrence of terrestrial habitats, including the ruderal ones observed within the distance of 100 m from the basin of landlocked reservoirs.

In each of the examined reservoirs a single sample of the most diversified composition of species of the assemblages of macroremains has been located near the coast. Analogically to the general number of samples, in a single sample with the maximum number of species, the groups of aquatic plants (max. 50%) and reed bed plants (max. 51.5%) were most widely represented. The trees and bushes (max. 21.4%) as well as terrestrial plants (max. 11.3%) had the smallest representation. In case of all the groups of plants in the examined reservoirs, the percentage of species represented in a single sample was much lower than in the general number of the samples. This research also shows that in small reservoirs, multiplying the number of cores may result in discovering of even 20% more species.

The role played in the development of contemporary phytocenoses was best reflected by their share in the assemblages of macroremains diaspores of such species as: *Bulboschoenus maritimus*, *Carex* sp., *Lysimachia vulgaris*, *Najas marina*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium erectum*, *Rumex crispus* and *Zannichellia palustris*. However, the species composition of *Carex* sp. carpological remains in assemblages of macroremains derived from beyond the sphere overgrown by bulrush reflects the contribution of particular species only to the construction of the inside line of rush vegetation that touches the open water surface. The number of carpological remains such as: *Bidens tripartita*, *Glyceria maxima*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Rorippa palustris*, *Rumex hydrolapathum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Scutellaria galericulata*, *Stellaria media*, *Persicaria amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Sonchus* sp. and species of the genus *Potamogeton*, corresponded quite well to the representation in the contemporary phytocenoses. Less widely represented were: *Ceratophyllum submersum*, *Eupatorium cannabinum*, *Epilobium* sp., *Lemna* sp., *Salix* sp. and *Populus* sp., whereas *Alisma plantago-aquatica*, *Batrachium* sp., *Betula* sp., *Chara* sp., *Chenopodium rubrum*, *Eleocharis palustris*, *Juncus* sp., *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus*, *Ranunculus* sp., and *Stellaria uliginosa* were usually over-represented in small reservoirs, while in a bigger and deeper reservoir, the number of their diaspores reflected their participation in the contemporary phytocenoses better. In case of the wind-dispersed species of the genus *Cirsium*, a huge area of open water constituted a trap seizing more of the diaspores carried by the wind, which resulted in them being over-represented in the big reservoir.

The research has also shown that explaining the role of *Typha* sp. in the creation of former phytocenoses requires making palynological analyses and analyses of vegetative remains, while in case of *Phragmites australis* and the species of the genus *Ceratophyllum* — analysis of vegetative remains.

The results of the study have confirmed that the carpological remains of plants constitute a very important source of paleolimnological information. In general, they aptly reflect the local vegetation and, in some cases, they may serve to determine the dominant taxons in the past. Simultaneously, however, they suggest that because of the influence of many factors, different for different species, which on the one hand is exerted on the production of diaspores and, on the other hand, on their transport and fossilization, frequently even the analysis of many samples may not be sufficient to determine the species composition of parent phytocenoses precisely and thus it may provide limited possibilities for estimating the quantitative ratio. Hence, to obtain the possibly complete picture of the former phytocenoses, the analyses of carpological remains should be completed with palynological analyses and with the marking of the preserved vegetative remains.

Artur Szymczyk

Die Wechselbeziehungen zwischen den karpologischen Reliktengruppen und der heutigen Wasserpflanzenwelt der kleinen flachen Gewässer

Die Vertretung der heutigen Flora und Verteilung von Makrorelikten
in Sedimenten mancher Gewässer der Schlesischen Hochebene

Zusammenfassung

Die Monografie präsentiert Ergebnisse der Forschungen über die Wechselbeziehungen zwischen den karpologischen Überresten und heutiger Pflanzenwelt in vier kleinen Gewässern. Das Hauptziel der Forschungen war es zu ergründen, inwieweit die in der Deckschicht des Bodensatzes fossil erhaltenen Gruppen der Makrorelikte die heutige Vegetation widerspiegeln und welche Faktoren für Entstehung einer Taphozönose ausschlaggebend waren. Man bemühte sich, folgende Fragen zu beantworten: 1. Können anthropogene Gewässer zum Modellobjekt der Forschungen über die Formung von Taphozönosen der Pflanzenmakrorelikte werden? 2. In welchem Maße spiegelt die Artenzusammensetzung der karpologischen Reliktgemeinschaften die Artenzusammensetzung der heutigen Flora wider? 3. Spiegelt die Anzahl der in Sedimentproben gefundenen Diasporen von den einzelnen Pflanzenarten deren Anzahl in heutigen Phytozönosen, oder mindestens die Dominanz von bestimmten Arten in den einzelnen Gruppen wider? 4. Welche Faktoren entscheiden über Verteilung und Anzahl der karpologischen Relikte in kleinen und flachen Gewässern?

Die Forschungen fanden in den Jahren 2007—2009 statt. Im Unterschied zu bisherigen Arbeiten, die auf eine Vertretung von ausgewählten Pflanzengruppen konzentriert waren, umfassten sie die Analyse der ganzen, in heutigen Gewässern und in einer Entfernung von 100 Metern vorkommenden Flora. Die Pflanzenartenzusammensetzung wurde mittels einer Transektkartierung während der Mitte Juli jedes Jahres gemachten Florainventur untersucht. Zusammen mit der Pflanzeninventur wurde die Gesamtzahl der Pflanzenarten in den Gewässern eingeschätzt. Dazu bediente man sich fünfstufiger Häufigkeitsskala DAFOR. Im Jahre 2009 in abgesteckten Kontrollpunkten beurteilte man mittels der Brauna-Blanquet-Skala die Prozentüberdeckung der einzelnen Wasserpflanzenarten. Mitte August wurden mit Hilfe der Prüfgeräte insgesamt 150 Proben der Bodensatzdeckschicht (2 cm) entnommen. Das Volumen der für Makroreliktanalyse bestimmten Proben betrug 100 cm³. Zur Absteckung der Punkte mit statistisch relevanter Konzentration der Makrorelikte verwendete man die K. Doi-Methode zur Bestimmung der dominanten Merkmale. Um die Wechselbeziehungen zwischen der Anzahl der heute vorkommenden Pflanzenarten und deren Vertretung in Makrorelikten bestimmen zu können, berechnete man den Prozenteinsatz der heute auftretenden und in Makroreliktengruppen vertretenen Arten. Für die Artenzusammensetzung der Makroreliktengruppen und gegenwärtiger Phytozönosen in zu untersuchenden Gewässern wurde auch der Sørensen-Ähnlichkeitsfaktor berechnet.

Durchgeführte Forschungen haben bewiesen, dass die in Senkungsbecken und Abbauräumen nach Lehmgewinnung gelegenen anthropogenen Gewässer als Objekte zur Erforschung der Wechselbeziehungen zwischen der heutigen Pflanzenwelt und den Taphozönosen der karpologischen Pflanzenüberreste ausgenutzt werden können. Es hat sich erwiesen, dass diese Gewässer als Modellobjekte zur Beobachtung der Formungsprozesse von Taphozönosen sowohl in den Gewässern im terminalen Entwicklungsstadium, als auch in den in früheren Evolutionsstadien gelten können.

Es wurde festgestellt, dass sowohl in kleinen, stark verflachten, als auch in größeren, tiefen Gewässern die Verteilung von karpologischen Relikten der einzelnen Pflanzenarten im Bereich des Beckens von solchen Faktoren abhängt: die Fähigkeit der Diasporen, an der Wasseroberfläche zu schwimmen, Ausbreitungsmechanismen, Diasporengroße, deren Form und Aufbau und besonders das Vorkommen von verschiedenerlei „Fortsätzen“ in Form von Stacheln oder Hacken, Verteilung der Schilf- u. Wasserpflanzen, Bewachungsgrad des Bodens, Struktur des Beckens, Präsenz von Tieren (darunter v.a. Vögel und Fischen) und die Eigenschaften des Ökosystems, die die Entstehung von den, den Transport oder die Redeposition der Relikte begünstigenden Erscheinungen (z.B.: Algenmatten) beeinflussen können.

Die Forschungsergebnisse zeugen davon, dass sich karpologische Makrorelikte vor allem in der Berührungszone mit dem Schilfstreifen konzentrieren. Die in der Uferzone aller zu untersuchenden Gewässer entnommenen Proben enthielten mehrere Relikte mit mehreren artspezifischen Merkmalen als die aus zentralen Beckenteilen gewonnenen Proben.

Nach der Analyse der Verteilung von karpologischen Relikten der einzelnen ökologischen Gruppen stellte man fest, dass die meisten Diasporen der Schilfpflanzen und der mit dem Schilfstreifen verbundenen Pflanzen (53,1—59,5%) in Uferproben deponiert waren. Ebenso war es bei Bäumen und Sträuchern: der Prozentsatz der in der Uferzone gefundenen karpologischen Relikte betrug in den drei untersuchten Gewässern 60—71%. Nur in einem Gewässer waren die meisten Diasporen in zentralen Beckenteilen deponiert, was dadurch bedingt ist, dass sie von den Anhäufungen der Pflanzen abgefangen wurden, deren Triebe bis zur Wasseroberfläche reichten. Bei Wasserpflanzen waren karpologische Relikte anders als bei Schilfpflanzen verteilt. Deren meisten Diasporen (56,4—83,7%) wurden in den drei zu untersuchenden Gewässern in den aus zentralen Beckenteil gewonnenen Proben gefunden. Nur in einem Gewässer stammten die meisten Diasporen (64,7%) der Wasserpflanzenarten aus Uferproben. Die Ursache dafür war die Konzentration der in Makroreliktengruppen stark repräsentierten Pflanzenanhäufungen von *Batrachium circinatum* in den kleinen Buchten, in denen Proben entnommen wurden. Die Verteilung von karpologischen Relikten der terrestrischen (oberirdischen) Pflanzen in Sedimenten war differenziert und hing vorwiegend von der Fähigkeit der Diasporen, an der Wasseroberfläche zu schwimmen und von deren Beförderungsart ins Becken ab. Die an der Wasseroberfläche schwimmenden Diasporen der durch Wind verbreiteten Pflanzenarten waren meistens am Ufer deponiert, während die Diasporen der zoochorischen Arten nahe der Stellen gefunden waren, wo sie durch Vögel verschleppt wurden.

In allen Gewässern gab es die größte Menge von den Makroreliktengruppen, die aus den inmitten von Schilfen und Untiefen gelegenen kleinen Buchten stammten und oft mit *Eleocharis palustris* (gewöhnliche Sumpfbirse) bewachsen waren. In flachen Beckenschichten gab es auch große Menge der Makroreliktengruppen, die in kleinen Bodensenkungen und in unmittelbarer Nähe von dichten Anhäufungen der submers wachsenden Wasserpflanzen lokalisiert wurden. Diese Pflanzen verhinderten die Verlagerung von Diasporen auf dem Boden infolge der von fressenden Vögeln oder Fischen hervorgerufenen Mikroströmungen.

Die Konzentration der karpologischen Relikte von manchen Gattungen kann dadurch verursacht werden, dass in das Gewässer Samen oder Früchte in ganzen „Paketen“ gelan-

gen, die infolge der Wässerung (*Typha*), des Zusammenklebens mit Spinnennetz (*Epilobium* sp., *Sparganium erectum*), des Fruchtzusammenheftens (*Eleocharis palustris*) oder des Vergrabens von ganzen Fruchtständen (*Phragmites australis*) gebildet werden.

Den größten Einfluss auf die Verteilung der karpologischen Relikte im Bereich des Beckens hatten Unterschiede hinsichtlich der Größe, der Tiefe, der Boden- und Uferstruktur und vor allem des Pflanzenbewachungsgrades.

In den sich im terminalen Entwicklungsstadium befindenden kleinen, flachen Gewässern beeinflussen die Pflanzen besonders stark die Ausbreitung der schwimmenden Diasporen, denn ein starkes Pflanzenwachstum ist für diese Gewässer charakteristisch. Schilf, aufgetauchte Triebe von Wasserpflanzen und die Blätter von Seerosengewächsen fangen Samen und Früchte ab, und behindern ihre Migration. Das hat die Konzentration der Diasporen am Rande und im Bereich der dichten Pflanzenanhäufungen auch in zentralen Teilen des Beckens und gleichmäßigere Verteilung von Diasporen zur Folge. Eine unzureichende Probenentnahme aus dem Becken von solchen Gewässern kann nach paläolimnologischen Forschungen die Wahrscheinlichkeit verringern, dass die Gattungen mit begrenzter Ausdehnung darin entdeckt werden. Da aber die Migration der Diasporen begrenzt ist, darf sie die Lage der Anhäufungen von Mutterpflanzen besser widerspiegeln.

Die Fähigkeit der Pflanzengattungen, deren Samen und Früchte durch Wasser, Wind oder Vögel übertragen werden, ihre Diasporen in einem größeren Gebiet zu verbreiten verursacht, dass diese Diasporen bei unzureichender Probenentnahme aus Sedimenten leichter abgefangen werden. In kleinen zugewachsenen Gewässern nehmen eine Sonderstellung die durch Anemochorie ausbreiteten Gattungen ein, die häufig in über 50% der untersuchten Proben gefunden waren.

Aus der Analyse der Verteilung von karpologischen Relikten der Schilf- u. Wassergattungen geht hervor, dass in den Deckenschichten der Sedimente in den untersuchten Gewässern die Diasporen von solchen Pflanzen, wie: *Ceratophyllum submersum*, *Najas marina*, *Zannichelia palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Bidens tripartita*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Scutellaria galericulata* in einem kleineren Gebiet konzentriert waren und am besten auf die Standorte der Mutterpflanzen hindeuteten. Dagegen Früchte und Samen von solchen Pflanzen, wie: *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *Eleocharis palustris*, *Mentha aquatica* und *Schoenoplectus tabernaemontani* verfügten über bessere Verbreitungsfähigkeit und waren meistens in größerem Abstand von Mutterpflanzen gefunden. In dem Fall deuteten auf die Lokalisation von Anhäufungen der Mutterpflanzen nicht so sehr die einzelnen Samen oder Früchte auf, sondern statistisch relevante Konzentration der karpologischen Relikte. Ein gutes Anzeichen für die Stellen des gegenwärtigen Vorkommens der Algen *Chara* war dagegen eine erheblich erhöhte Konzentration deren Oosporen (über 100 Oosporen je 100 cm³ des Sedimentes in den untersuchten Gewässern).

Die Vertretung der einzelnen Gattungen in Makroreliktengruppen hängt vor allem von der Stärke der Mutterpflanzen, der Anzahl der von ihnen produzierten Diasporen, der Lebensdauer von Diasporen und deren Ausbreitungsmechanismus ab. Die Forschungen bestätigten, dass die Anzahl der in Sedimenten gefundenen Diasporen nicht die quantitativen Verhältnisse unter den Mutterpflanzen, sondern viel mehr die Artenzusammensetzung der Mutterphytozöosen widerspiegelt.

Durchschnittliche Frequenz der karpologischen Relikte in den aus kleinen, flachen Gewässern stammenden Proben, war höher als der aus einem größeren und tieferen Gewässer. In den Makroreliktengruppen dagegen waren sie sowohl in einzelnen ökologischen Pflanzengruppen als auch unter den heutzutage in den einzelnen Gewässern und in deren Umgebung vorkommenden Pflanzen verschiedenerlei vertreten. Für die ganze im Umkreis von 100 Metern von dem Gewässer vorkommende Flora betrug der Vertretungsgrad der

karpologischen Relikte maximal 43,5%. Die Forschungsergebnisse zeugen auch davon, dass es kein direkter Zusammenhang zwischen der Größe und Tiefe des Gewässers und dem Pflanzenvertretungsgrad in Makroreliktengruppen besteht.

Am besten waren im Allgemeinen je nach dem Gewässer die im Schilfstreifen auftretenden Pflanzengruppen (max. 78,8%) und Wasserpflanzen (max. 76,9%) vertreten. Am schlechtesten dagegen – Bäume und Sträucher (max. 28,6%) und Pflanzen aus terrestrischen Biotopen (max. 28,9%). Die Vertretung der terrestrischen Pflanzen war von der Entfernung, in der die Mutterpflanzen wuchsen und von dem Schilfstreifen abhängig. Der letztgenannte wirkt wie ein Filter, der die Fähigkeit hat, die mit dem oberflächlichen Abfluss in das Gewässer geratenen Samen abzufangen. Am stärksten vertreten war die innerhalb des Beckens wachsende Pflanzengruppe, sehr schwach vertreten dagegen die außerhalb des Beckens wachsenden Gattungen (nur die von anemochorischen und zoochorischen Pflanzen stammenden Diasporen). Obwohl terrestrische Pflanzen ziemlich schwach vertreten waren, war die Präsenz von ihren Diasporen ein guter Indikator für Entdeckung der terrestrischen Biotope, darunter auch der ruderalen, im Umkreis von 100 Metern von dem Becken der abflusslosen Gewässer.

Die einzelne Probe mit differenziertester Artenzusammensetzung der Makroreliktengruppe befand sich in jedem der untersuchten Gewässer immer in der Nähe des Ufers. In Analogie zur Gesamtzahl der Proben waren in der einzelnen Probe mit maximaler Anzahl der Gattungen am stärksten die Wasserpflanzen (max. 50%) und die mit dem Schilfstreifen verbundenen Pflanzen (max. 51,5%) repräsentiert. Die schwächste Vertretung hatten dagegen Bäume und Sträucher (max. 21,4%) und terrestrische Pflanzen (max. 11,3%). In allen Pflanzengruppen der zu untersuchenden Gewässer war der Prozentsatz der in der einzelnen Probe vertretenen Gattungen viel niedriger als der für Gesamtzahl der Proben. Vorliegende Forschungen zeigen, dass eine Vervielfachung der Sedimentkerne in kleinen Gewässern zur Folge haben kann, dass man sogar um 20% mehr Gattungen entdeckt.

Ihre Rolle beim Aufbau der heutigen Biozönosen spiegelten die in Makroreliktengruppen vorkommenden Diasporen von folgenden Pflanzengattungen wider: *Bulboschoenus maritimus*, *Carex*, *Lysimachia vulgaris*, *Najas marina*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium erectum*, *Rumex crispus*, *Zannichelia palustris*. Unter dem Vorbehalt jedoch, dass die Artenzusammensetzung der karpologischen Relikte von *Carex* sp., in den von außerhalb des Schilfes stammenden Makroreliktengruppen spiegelt die Teilnahme der einzelnen Gattungen nur an dem Bau des inneren, ans Wasserspiegel angrenzenden Schilfstreifens wider. Mit ihrer Vertretung in heutigen Phytozönosen stand die Stärke der karpologischen Relikte von: *Bidens tripartita*, *Glyceria maxima*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha*, *Myriophyllum spicatum*, *Rorippa palustris*, *Rumex hydropalathum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Scutellaria galericulata*, *Stellaria media*, *Persicaria amphibia*, *Rumex hydropalathum*, *Sonchus* sp., und von den Gattungen des Spezies *Potamogeton* im Einklang. Schwach vertreten waren: *Ceratophyllum submersum*, *Eupatorium cannabinum*, *Epilobium* sp., *Lemna*, *Salix* sp., und *Populus* sp. In kleinen Gewässern waren *Alisma plantago-aquatica*, *Batrachium*, *Betula*, *Chara*, *Chenopodium rubrum*, *Eleocharis palustris*, *Juncus* sp., *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus*, *Ranunculus* und *Stellaria uliginosa* meistens überrepräsentiert, während in einem größeren und tieferen Gewässer deren Diasporenmenge am besten ihre Präsenz in heutigen Phytozönosen widerspiegelt. Bei anemochorischen Gattungen der Spezies *Cirsium* fungierte eine große Fläche des Wasserspiegels als eine gewisse Falle, die im Stande war, mehrere durch den Wind übertragene Diasporen abzufangen, so dass sie im größeren Gewässer überrepräsentiert waren.

Die Forschungen bestätigten, dass es nötig ist, palynologische Analysen durchzuführen und vegetative Relikte zu untersuchen, um die Rolle der Pflanze *Typha* bei dem Bau der

alten Phytozönosen erklären zu können. Bei *Phragmites australis* und den Gattungen der Spezies *Ceratophyllum* reicht nur eine Analyse der vegetativen Relikte aus.

Aus Forschungsergebnissen geht hervor, dass karpologische Pflanzenrelikte eine wichtige Quelle von paläolimnologischen Informationen sind. Sie können zwar gut lokale Vegetation widerspiegeln und in manchen Fällen zur Bestimmung der ehemals dominanten Taxa ausgenutzt werden. Gleichzeitig aber weisen sie darauf hin, dass es trotz der Analyse von mehreren Proben nicht immer möglich ist, die Artenzusammensetzung der Mutterphytozönosen präzise zu bestimmen und quantitatives Verhältnis einzuschätzen. Die Ursache dafür sind sehr viele und für einzelne Gattungen sehr unterschiedliche Faktoren, die einerseits die Produktion von Diasporen und andererseits deren Transport und Fossilisation beeinflussen. Um also ein möglichst ganzheitliches Bild der früheren Phytozönosen zu erreichen, muss man außer Analysen der karpologischen Relikte auch Pollenanalyse machen und die fossil erhalten vegetativen Relikte kennzeichnen.

Redakcja Barbara Todos-Burny
Projekt okładki Magdalena Starzyk
Redakcja techniczna Barbara Arenhövel
Łamanie Edward Wilk

Copyright © 2015 by
Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego
Wszelkie prawa zastrzeżone

ISSN 0208-6336
ISBN 978-83-8012-396-0
(wersja drukowana)
ISBN 978-83-8012-397-7
(wersja elektroniczna)

Wydawca
Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego
ul. Bankowa 12B, 40-007 Katowice
www.wydawnictwo.us.edu.pl
e-mail: wydawus@us.edu.pl

Wydanie I. Ark. druk. 11,0 + 4 wklejki. Ark. wyd. 14,5
Papier offset. kl. III, 90 g Cena 50 zł (+ VAT)

Druk i oprawa: „TOTEM.COM.PL Sp. z o.o.” Sp.K.
ul. Jacewska 89, 88-100 Inowrocław



Więcej o książce



CENA 50 ZŁ
(+ VAT)

ISSN 0208-6336
ISBN 978-83-8012-396-0